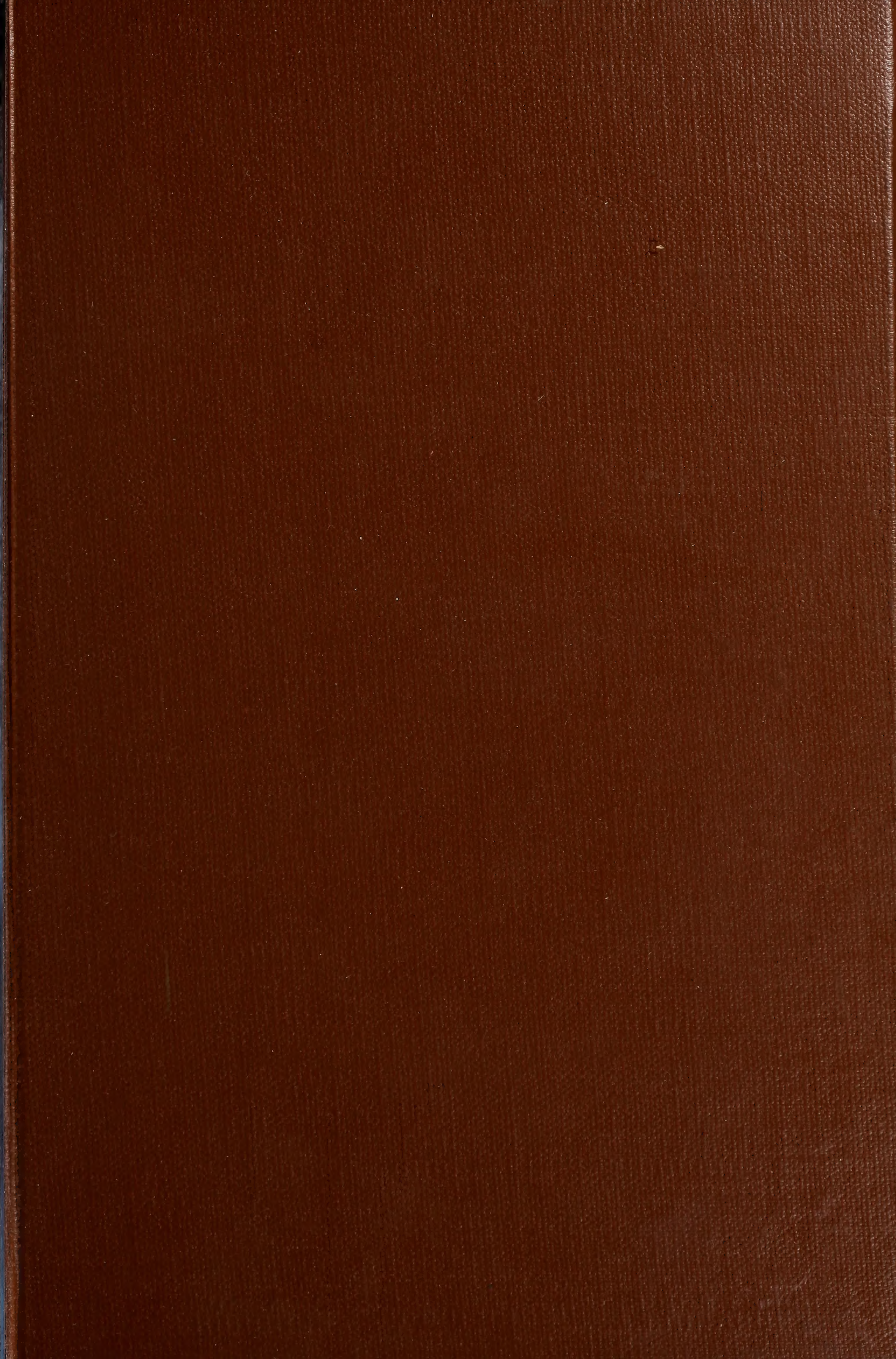
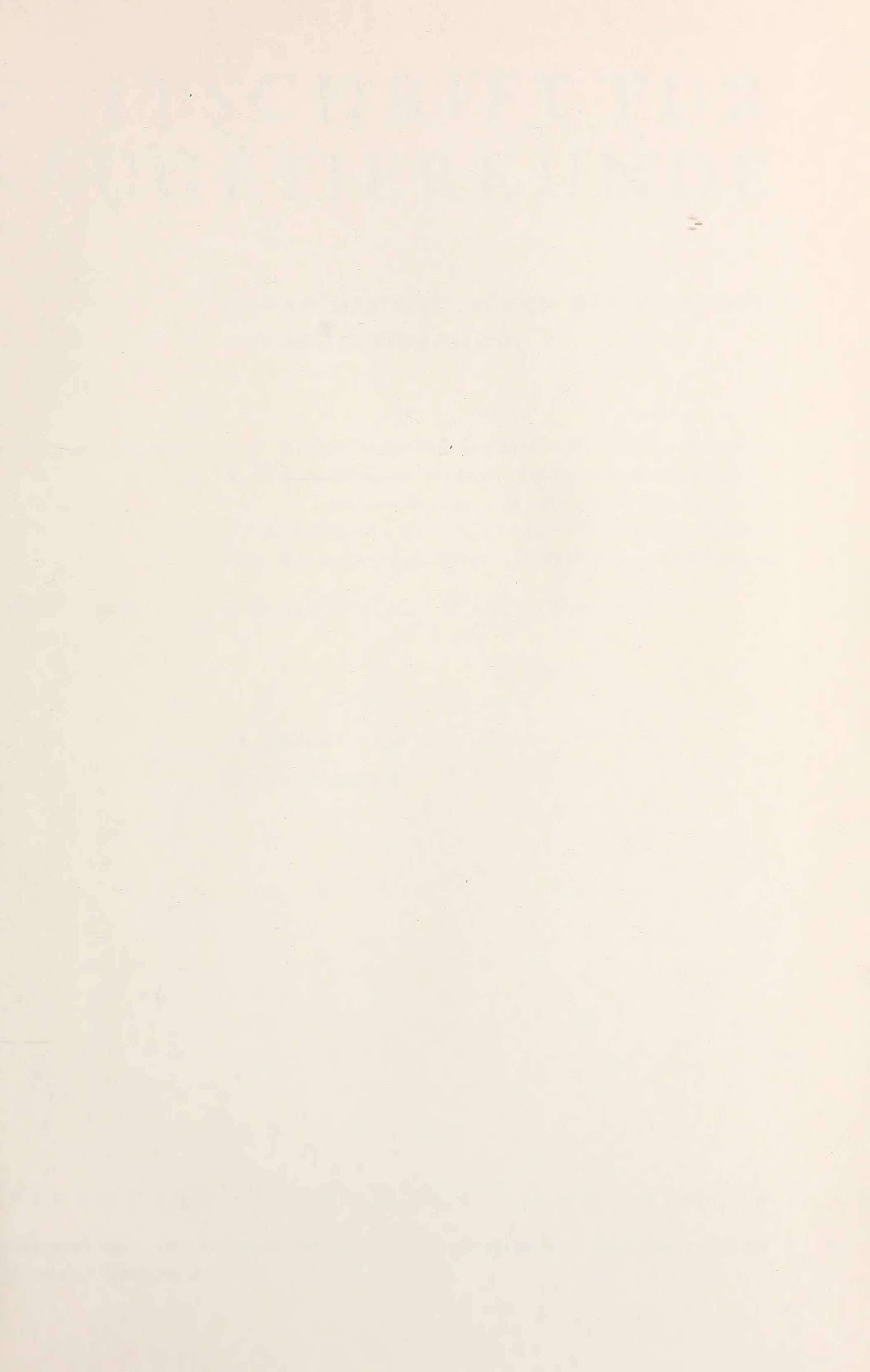












ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

Herausgegeben von P. J. H. van Bree, Amsterdam – H. Dathe, Berlin – W. Herre, Kiel – K. Herter, Berlin – H.-G. Klös, Berlin – B. Lanza, Florenz – H. Nachtsheim, Berlin – T.C.S. Morrison-Scott, London – D. Starck, Frankfurt/M. – E. Thenius, Wien – W. Verheyen, Antwerpen

Schriftleitung E. Mohr, Hamburg – M. Röhrs, Hannover

33. BAND · 1968

Mit 186 Abbildungen



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

LANDWIRTSCHAFT · VETERINÄRMEDIZIN · GARTENBAU · FORSTWESEN · JAGD UND FISCHEREI

HAMBURG 1 · SPITALERSTRASSE 12

INHALT

I. Wissenschaftliche Originalarbeiten

II. Bekanntmachungen

III. Schriftenschau

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

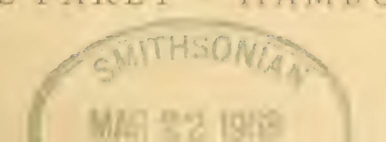
ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

33. BAND · HEFT 1

Februar 1968



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN



Inhalt

Dieses Heft enthält 4 Beilagen des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an einen der Herren Herausgeber oder direkt an die Schriftleiter: Frau Dr. Erna Mohr, Hamburg-Langenhorn 1, Krämerstieg 8 (Tel. 59 85 86), oder Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchrode, Bünteweg 17.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 82,— DM zuzügl. amtl. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 17,10 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde, 33 (1968), H. 1, S. 1—64

Beitrag zur Systematik der Sonnendachse

Von Wolf Everts

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre

Eingang des Ms. 15. 1. 1967

I. Einleitung

Ziel dieser Untersuchung ist ein craniometrischer Vergleich der Sonnendachse, um unter Berücksichtigung mehrerer Merkmale und Proportionen einen Beitrag zur systematischen Gliederung dieser Gruppe geben zu können.

Die Vertreter der Familie gelten innerhalb der Mustelidae als primitiv. Es überraschte daher, als wir Gelegenheit zur Präparation eines Tieres hatten, daß sich *Melogale personata laotum* durch ein recht hohes relatives Hirngewicht auszeichnete. Die Systematik dieser Gruppe stützte sich bislang auf Fellmerkmale und die Ausformung des Gebisses und einiger Schädelmerkmale, z. B. die Ausformung der Temporalleisten. Die einzelnen Merkmale erwiesen sich aber als recht variabel, so daß eine Bewertung erforderlich wurde, vor allem, weil die Schädel verschieden groß sind. Es ist zu prüfen, welche Eigenarten der Schädelgestalt als Größenunterschiede verstanden werden müssen (Klatt 1943, 1949). Ich kann in dieser Arbeit nur auf eine zwischenartliche Betrachtung eingehen, da zu Aussagen im innerartlichen Bereich das Material nicht ausreicht.

II. Historische Betrachtung zur Systematik der Sonnendachse

Die verschiedenen Arten der Sonnendachse sehen äußerlich sehr ähnlich aus, in ihren Schädelformen unterscheiden sie sich. Schon seit der Entdeckung der Tiere im Jahre 1831 werden die Sonnendachse immer wieder neu gruppiert. Dazu trug folgender Sachverhalt bei: Am 19. 3. 1831 erschien die Beschreibung von *Melogale personata* durch Geoffroy. Der Typus stammt aus Pegu, Burma. Am 5. 8. 1831 beschrieb Gray *Helictis moschata*. Der Typus kam aus Cantoon. Am Beginn stand also eine Einteilung in zwei Gattungen. Thomas (1922) erhielt von Borneo weitere Sonnendachse, die er zur Gattung *Nesictis* erhob. Der Typus stammt aus Nord-Borneo. Anderson (1879) war der Meinung, daß *Melogale personata* ein Synonym von *Helictis moschata* sei. Diese Ansicht wurde 1886 verworfen; Thomas machte auf den Unterschied in den Zahngrößen aufmerksam. Die Zähne bei der *personata*-Gruppe sind wesentlich größer als in der *moschata*-Gruppe. In dem Werk von G. Allen (1929) „The Mammals of China and Mongolia“, Bd. I, heißt es u. a. (übersetzt): . . . „Thomas, 1922, hat zuletzt die Gruppe geprüft und drei Gattungen von Indien, China und Burma anerkannt“. Folgende Unterschiede werden herausgestellt: Bei *Melogale personata* ist der P^1 ungleich größer als der P^2. Ferner ist der Penisknochen zweigeteilt, während er bei *Helictis moschata* dreigeteilt ist. Eine weitere Eigentümlichkeit ist die Anordnung der Temporalleisten. Bei *Melogale* sind diese stärker ausgebildet und verlaufen nahezu parallel. (Vom Processus orbitalis stark einwärts gebogen, so daß die Spitze der

engsten Approximation über dem Diameter des Orbitalis liegt). Die Temporalleisten laufen sanft aus. Bei *Helictis* sind die Temporalleisten weniger stark ausgebildet, ferner sind sie lateralwärts gelagert. In der Ausformung des P^4 liegt ebenfalls ein deutlicher Unterschied, auf den ich aber später näher eingehen werde.

Einige Autoren, so Pocock (1941) stellten alle Sonnendachse zur Gattung *Helictis* Gray 1831. Die Gattung *Nesictis* wurde bei dieser neuen Klassifizierung eingezogen. Simpson (1945) katalogisiert beide, *Melogale* und *Helictis*, als eigene Gattungen. Ellerman & Morrison-Scott (1950) betrachten *Helictis* als eine Untergattung von *Melogale*.

III. Lebensweise

Die Sonnendachse sind nachtaktiv oder Dämmerungstiere. Sie leben hauptsächlich terrestrisch. Am Tage halten sie sich entweder in selbstgegrabenen Erdhöhlen oder in natürlichen Unterschlupfen, wie Felsspalten auf. Nach Swinhoe können die Tiere durchaus behende auf Bäume klettern und ruhen dort zusammengerollt in den Astgabeln. Für eine arboricole Lebensweise sprechen die gerieften Fußsohlen und die bekrallten Zehen. Die Sonnendachse bewohnen in gleicher Weise Wälder und offene Grassteppen. Ihre Verbreitungsgebiete umfassen Flachländer und Gebirge. *Melogale personata personata* und *Helictis moschata millsi* kommen z. B. in den Gebirgen von Nord-Burma vor. Fundorte in den Naga-Hills lagen bei 5000 ft. Die Tiere sind omnivor. Das Nahrungsspektrum umfaßt Früchte, Beeren sowie Vögel, Kleinsäuger und Insekten. Jedoch möchte ich vermuten, daß die einzelnen Arten, was die Hauptnahrung betrifft, einen unterschiedlichen Schwerpunkt besitzen. Die Art *Melogale personata* hat größere Zähne und kann daher wohl besser Vögel und Kleinsäuger fressen als die Art mit den kleineren Zähnen, z. B. *Helictis moschata*. Diese hat sich vielleicht mehr auf Insekten und Früchte spezialisiert.

IV. Verbreitung und Beschreibung der einzelnen Arten

Die bearbeiteten Schädel teile ich in zwei Gruppen mit vier Arten auf. Die Zahlen in den Klammern geben die Individuenzahl an.

1. *Melogale personata* . . . . . . (19)
   Melogale personata personata . . . (6)
   Melogale personata laotum . . . . (7)
   Melogale personata pierrei . . . . (6)
2. *Melogale orientalis* . . . . (18)
3. *Melogale everetti* . . . . (7)
4. *Helictis moschata* . . . . (28)
   Helictis moschata moschata . . . . (2)
   Helictis moschata ferreogrisea . . . (8)
   Helictis moschata millsi . . . . . (7)
   Helictis moschata sorella . . . . . (3)
   Helictis moschata taxilla . . . . . (8)

Zu 1. Melogale personata: Burmesischer Sonnendachs; Verbr.: Assam, Siam, Indochina, Burma.

Melogale personata personata: Verbr.: Nähe Rangoon (Burma), Manipur, Naga-Hills, (Ober-Burma).

Melogale personata laotum: Verbr.: Nan, Siam, Bangkok, Hué, Indochina.

Melogale personata pierrei: Verbr. Nahe Saigon, Cochin-China.

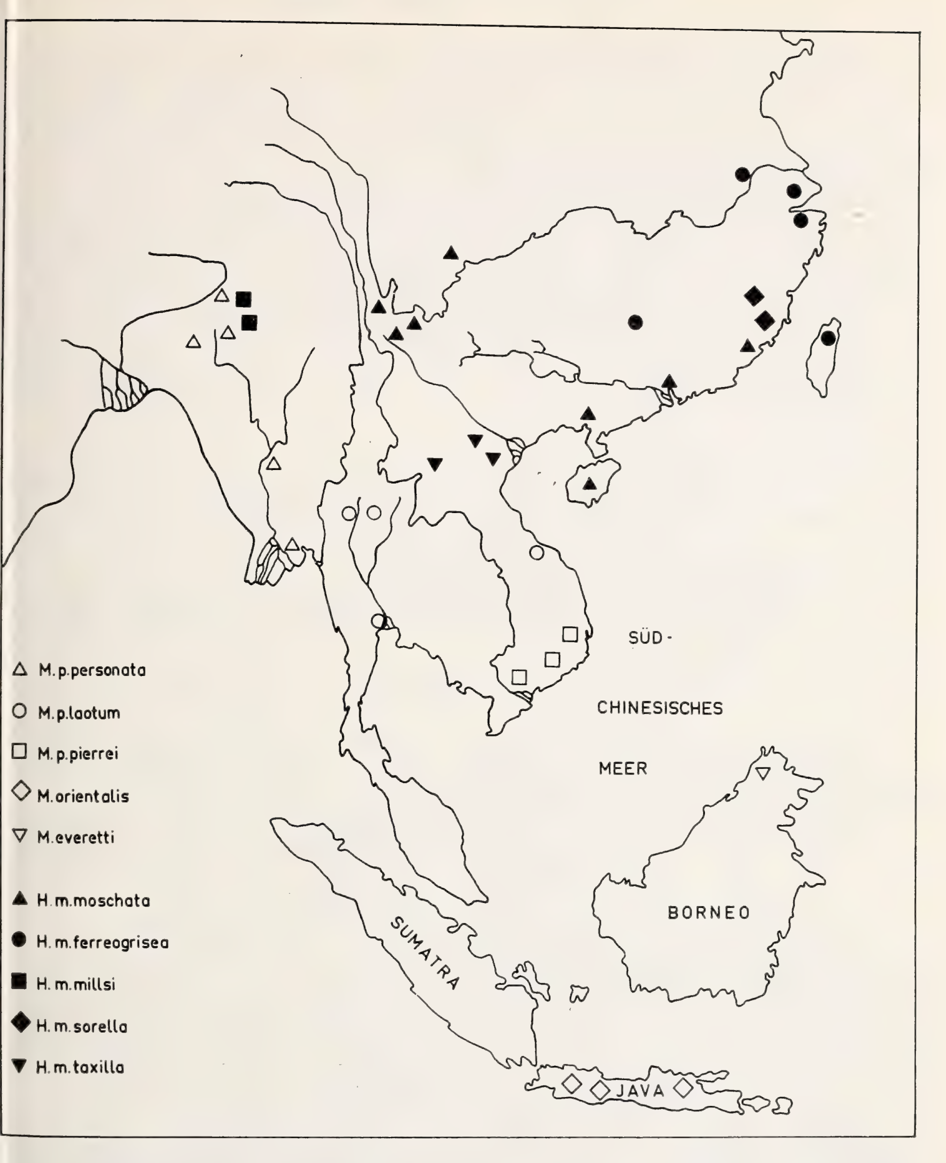


Abb. 1. Verbreitungskarte der 4 Sonnendachsarten, nach Angaben aus dem untersuchten Material; ergänzt durch Angaben aus der Literatur

THOMAS (1922) stellte eine weitere Unterart *Melogale personata tonquinia* auf, die nach OSGOOD (1932), aber als Synonym von *Melogale personata laotum* anzusehen ist. POCOCK (1941) beschreibt noch eine Unterart, *Melogale personata nipalensis,* die vielleicht zu *Melogale personata personata* gehört. Eine Entscheidung kann hier nicht getroffen werden, da kein Material vorlag. Die Grundfarbe der eben angeführten Gruppe ist braungrau bis grau. Das dorsale Unterfell ist schmutzig weiß. Die längeren Haare an den Seiten haben weiße Spitzen. Im Gesicht ist eine weiß-gelbliche Zeichnung vorhanden, die aber recht variabel ist.

Zu 2. Melogale orientalis: Java.

Das Fell dieser Tiere ist oberseits dunkelbraun. Das Unterfell ist blaßbraun. Ein schmaler Streifen vom Scheitel des Kopfes bis zur Mitte des Rückens ist weiß, ebenso die Wangen und ein unterbrochenes Band über der Stirn. Dieses Band ist manchmal zu einem frontalen Fleck verkleinert. Die Ohren und ²/₃ des Schwanzes sind weißlich. Die Unterseite ist bräunlich, manchmal gelber.

Sody unterscheidet in seiner Arbeit „Notes on some Mammals from Sumatra, Java, Bali, Buru, and New Guinea" *Helictis orientalis orientalis* Horsf. aus Ost-Java und *Helictis orientalis sundaicus* Sody aus West-Java. Nach seinen Angaben sollen die Schädel der Tiere aus Ost-Java größer sein als die aus West-Java. F. N. Chasen führt in seinem „Bulletin of the Raffles Museum, Singapore, Straits Settlements" ebenfalls diese Unterteilung auf. Ob diese gerechtfertigt ist, konnte ich nicht prüfen, da mir in der Hauptsache Material aus Ost-Java zur Bearbeitung vorlag. Einiges Material liegt noch im Museum Buitenzorg auf Java.

Zu 3. Melogale everetti: Borneo.

Das Fell zeigt ähnliche Farbverhältnisse wie bei *Melogale orientalis.* Ein Unterscheidungsmerkmal ist jedoch das Fehlen der weißen Schwanzspitze.

Zu 4. Helictis moschata: Chinesischer Sonnendachs.

Verbr.: China, Szechuan südw. nach Yunnan, Fukien und Hainan, Formosa, Assam und Burma, ferner in Indochina. In Burma kommt es zur Überschneidung mit *Melogale personata personata.*

Helictis moschata moschata: Verbr.: Cantoon, Kwantung, Südchina, ferner Yunnan und Hainan.

Helictis moschata ferreogrisea: Verbr.: Formosa, Nanking, Shanghai, Ostgebiete des Hochlandes von Szechuan. Die in der Literatur angegebene Unterart *Helictis moschata subaurantiaca* ist ein Synonym von *Helictis moschata ferreogrisea.*

Helictis moschata millsi: Verbr.: Mokokchung, Naga-Hills. Das Gebiet umschließt Nord-Burma. Diese Unterart kommt zusammen mit *Melogale personata personata* vor.

Helictis moschata sorella: Verbr.: Fukien, Futsing, SO-China, Hainan.

Helictis moschata taxilla: Verbr.: Ngai-tio, Tonkin, Nord-Indochina.

Die Hauptfarbe dieser Gruppe ist schokoladenbraun. Die Haarbasis auf der dorsalen Seite ist bleich. Am Kopf befindet sich ein viereckiger weißer Fleck, der ungefähr zwischen den Augen liegt. Sowohl die Seiten des Gesichtes neben dem Auge, als auch die Fläche vor den Augen ist weiß. In der Nackenregion gibt es einen weiteren hellen Fleck, der als weiße Linie zu den Schultern herabführt. Der Schwanz ist schokoladenbraun gefärbt, an der Spitze befindet sich eine kleine weiße Verfärbung.

Die Muster variieren mehr oder weniger stark in der Ausdehnung der weißen Markierungen. Innerhalb dieser Gruppe können die Brauntöne bis zum Grau der *personata*-Gruppe abweichen, so z. B. bei *Helictis moschata taxilla,* wo die Seitenflächen eine eisengraue Färbung aufweisen. Die wenigen Felle, die ich untersuchen konnte, bestätigen die große Variationsbreite der Fellmerkmale. Eine eindeutige Bestimmung der Tiere auf Grund dieser Merkmale ist nicht möglich.

V. Material und Methode

Die statistischen Auswertungen basieren auf 72 Schädeln der insgesamt 106 vermessenen Schädel. Die ausgelassenen Schädel konnten entweder nicht eingeordnet werden oder es handelte sich um juvenile Tiere, die für eine Betrachtung nicht herangezogen werden konnten.

Einen Teil der Schädel von *Melogale orientalis* konnte ich erst nach Abschluß der Berechnungen in Leiden vermessen. Testberechnungen ergaben aber keine Veränderungen des Gesamtbildes.

Das Material wurde mir von folgenden Museen in Europa zur Verfügung gestellt: Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin; Senckenberg-Museum, Frankfurt; Übersee-Museum, Bremen; Bayerische Staatssammlung, München; Museum A. Koenig, Bonn; Zoologisches Museum Kopenhagen; Rijksmuseum, Leiden; British Museum of Natural History, London; Museum Nationale d'Histoire Naturelle, Paris; Naturhistoriska Riksmuseum, Stockholm; Zoologisches Museum, Wien; Zoologisches Museum, Basel; Museum Brüssel; Institut für Haustierkunde, Kiel.

Ich möchte an dieser Stelle den Leitern und Mitarbeitern dieser Museen und Institute für ihre freundliche Hilfe besonders danken.

An jedem Schädel wurden insgesamt 50 Maße genommen. Die Messungen der Schädelproportionen wurden nach Maßen von Udo Rempe (Kiel), durchgeführt, der sich schon eingehend mit der Problematik der Schädel von Musteliden beschäftigt hat. Von den 50 Maßen wurden in den weiteren Betrachtungen nur jene Maße berücksichtigt, die für eine Interpretation des Schädels sinnvoll erschienen. Die Größe der Hirnschädelkapazität wurde durch feinstes Schrot von einem Durchmesser von 1 mm ermittelt. Die Sicherheit dieses Verfahrens hat für Säugetiere allgemein Klatt, (1912) und für Musteliden Bethcke (1919) speziell bewiesen. Die einheitliche Füllung des Cavum cranii mit Bleikugeln wurde erreicht, indem der Schädel so lange geschüttelt wurde, bis eine Bewegung zwischen den einzelnen Bleikugeln nicht mehr festzustellen war. Ein geeichter Meßzylinder (25 ml) diente zur Messung. Auch hier wurde durch Schüt-

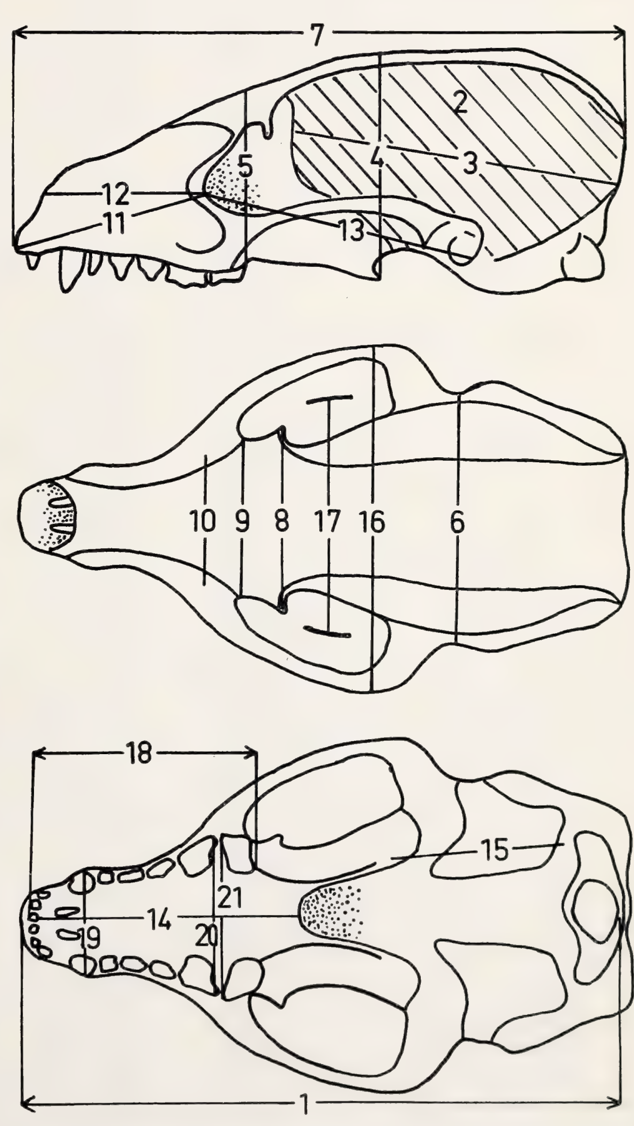


Abb. 2. Darstellung der in der Arbeit verwendeten Schädelmaße

Materialliste

Art	Sex	Nr.	Loc.	Museum
Melogale pers. pers.	♂	43153	Naga-Hills, Assam	Brit. Mus.
„ „ „	♂	85.8.1.71	Manipur	„
„ „ „	♂	17.4.42.10	Pegu, Burma	„
„ „ „	♀	43.155	Naga-Hills, Assam	„
„ „ „	♀	14.7.19.42	Mt. Popa, U-Burma	„
„ „ „	—	1039	Yado, Mt. Carin	Brüssel
Melogale pers. laotum	♂	6775	Bangkok	Inst. f. Haus-tierkde., Kiel
„ „ „	♂	26.10.4.71	Hué	Brit. Mus.
„ „ „	♂	28.7.1.45	Hué	„
„ „ „	♀	98.2.8.14	Nan, Siam	„
„ „ „	♀	98.2.8.13	Nan, Siam	„
„ „ „	♀	1.11.86	Nan, Siam	„
„ „ „	♀	1.11.87	Nan, Siam	„
„ „ „ **	—	60	Chieng-Mai, N-Siam	Stockholm
Melogale pers. pierrei	♂	27.12.1.99	Djiring, S-Annam	Brit. Mus.
„ „ „	♂	78.6.17.6.	Cochin, China	„
„ „ „	—	1929—375	Xien Quang-Koo, Laos	Paris
„ „ „	—	1962—4157	Süd-Vietnam	„
„ „ „	—	12162	Phue Son, Annam	Berlin
„ „ „	—	12163	Phue Son, Annam	„
Melogale orientalis	♂	9.1.5.654	Buitenzorg, Java	Brit. Mus.
„ „	♀	9.1.5.656	Taasikmalaja, Java	„
„ „	—	824 a	Java	„
„ „	—	9.1.5.653	Buitenzorg, Java	„
„ „	—	9.1.5.652	Buitenzorg, Java	„
„ „ **	♀	99.8.6.48	Jjigornbong, Java	„
„ „	♂	8105	Java	Basel
„ „ **	♀	6026	Buitenzorg, Java	„
„ „	♀	8939	Java	Berlin
„ „	♀	101	Pangera	Leiden
„ „	♀	14680	Tjibogo	„
„ „	♀	14681	Tjiparai	„
„ „	♀	14682	Pangerango	„
„ „	—	1949/978	Java	München
„ „	—	1949/979	Java	„
„ „	—	1949/981	—	„
„ „	—	496	Ostindien	Kopenhagen
„ „	—	Z. 3724	Preanger, Java	Stockholm
„ „ **	—	Z. 3217	Preanger, Java	„
„ „	—	B 2060	Java	Wien
„ „	♂	13099	Imp. d. Dwaja Fimui, Indonesien	Brüssel
„ „	—	4743	Java	Leiden
„ „	♂	1512	Java	„
„ „	♂	I	Java-West	„
„ „	♂	2868	Java-West	„
„ „	♂	23 d	Java-West	„
„ „	♂	X	Java-West	„
„ „	♀	i	Buitenzorg	„
„ „	♀	2228	Bandaeng	„
„ „	♀	2872	Java-West	„
„ „	♀	2275	Java-West	„
„ „	♀	2876	Buitenzorg	„
„ „	♀	2866	Java-West	„
„ „	♀	174 A	Salakgebugta (Jav.)	„

Materialliste

Art	Sex	Nr.	Loc.	Museum
Melogale orientalis	♀	198 A	Java-West	Leiden
„ „	♀	225 A	Java-West	„
„ „	♂	174 C	Java	„
„ „ **	♀	174 D	Tirtasari (Java)	„
„ „ **	♂	174 E	Buitenzorg	„
„ „ **	♂	2867	Java-West	„
„ „ **	—	cat. ost. h	Java	„
„ „ **	♀	cat. ost. a	Java	„
„ „ **	♀	4743 A	Java-West	„
Melogale everetti	♂	95.11.63	Mt. Kina Balu, Borneo	Brit. Mus.
„ „	♀	95.1.23.4	Mt. Kina Balu, Borneo	„
„ „	♂	6424	NO-Borneo	Basel
„ „	—	Z 5185	Borneo	Stockholm
„ „	—	Z 5396	Borneo	„
„ „	—	2453	Mt. Kina Balu	„
„ „	—	1052	Borneo	Kopenhagen
„ „	♂	12449	Mt. Kina Balu	Leiden
„ „	—	12450	Mt. Kina Balu	„
Helictis mosch. mosch.	♀	10.4.25.9.	Wuchi, Hainan	Brit. Mus.
„ „ „	—	36589	Fungwahn	Berlin
„ „ „	—	cat. ost. a	Canton	Leiden
Helictis mosch. ferreog.	♂	58.444	Bunzangun, Formosa	Brit. Mus.
„ „ „	♀	94.9.1.3	China	„
„ „ „	—	7.7.3.3.	Nanking	„
„ „ „	—	88.7.2.1.	Shanghai	„
„ „ „	♂	26483	Teraso, Formosa	Berlin
„ „ „	♀	886	Chung-Yang-Hsien	Stockholm
„ „ „	—	870	Chung-Yang-Hsien	„
„ „ „	—	1721	China	„
„ „ „ **	—	Z 4645	Formosa	„
Helictis mosch. millsi	♂	672	Gam Majaur, O-Burma	Brit. Mus.
„ „ „	♂	20.6.6.8.	Mokokchung, Naga-Hills	„
„ „ „	♂	43.156	Naga-Hills	„
„ „ „	♂	21.7.6.13	Mokokchung	„
„ „ „	♀	N 26.43	Gam Maujaur	„
„ „ „	♀	20.6.6.9	Mokokchung	„
„ „ „	♀	43.154	Naga-Hills	„
Helictis mosch. sorella	—	50324	Fukien-Kuatun	Bonn
„ „ „	♀	50325	Fukien-Kuatun	„
„ „ „	♂	50326	Fukien-Kuatun	„
Helictis mosch. taxilla	♂	26.10.4.72	Xieng-Khoung, Laos 2	Brit. Mus.
„ „ „	♂	26.10.4.73	Xieng-Khoung, Laos 2	„
„ „ „	♀	26.10.4.74	Xieng-Khoung, Laos 2	„
„ „ „	♀	26.10.4.75	Xieng-Khoung, Laos 2	„
„ „ „	♀	25.1.1.37	Ngai-Tio, Tonkin	„
„ „ „	♂	33.4.1.240	Chapa, Tonkin	„
„ „ „	♀	33.4.1.243	Chapa, Tonkin	„
„ „ „	♀	33.4.1.244	Chapa, Tonkin	„
*Helictis moschata**	—	5957	—	Frankfurt
„ „ *	—	2944	—	Bremen
„ „ *	—	2945	—	„
„ „ *	—	Z 1454	—	Stockholm

* nicht bestimmbar. — ** juvenile Formen.

teln eine einheitliche Füllung erreicht. Mit einer geeichten Schublehre wurden die linearen Schädelmaße ermittelt. Die Meßgenauigkeit beträgt 10^{-1} mm. Folgende Maße wurden bei den weiteren Betrachtungen berücksichtigt. Die Zahlen in den Klammern geben die Meßstrecken in den Zeichnungen an.

1. Condylobasallänge; 2. Hirnhöhlenkapazität; 3. Hirnhöhlenlänge; 4. Hirnschädelhöhe; 5. Stirnhöhe; 6. Hinterhauptsweite (Breite zwischen den Pori acustici externi); 7. Größte Schädellänge (Abstand vom Vorderrand der Incisivi bis zum Supraoccipetale); 8. Postorbitalbreite; 9. Interorbitalbreite; 10. Infraorbitalbreite; 11. Prosthion-Orbita; 12. Orbita-Nasenöffnung; 13. Orbita-Meatus; 14. Gaumenlänge; 15. Foramen ovale – Foramen lacerum; 16. Jugalbreite; 17. Unterkieferbreite (Abstand der Coronoidfortsätze); 18. Zahnreihe (Vorderrand der Incisivi bis zum Hinterrand der M^1); 19. Breite über den oberen Caninen; 20. Breite über P^4; 21. Breite über M^1.

Die Auswertung der Messungen kann auf zwei Wegen erfolgen.

1. Bei gleich großen Tieren erübrigt sich die allometrische Methode. Hierbei ist es sinnvoller, eine einfache Berechnung der Indizes durchzuführen.

Bei verschieden großen Tieren erhebt sich die Frage, wie die Formbesonderheiten zu fassen sind. Schon Galilei (1518) postulierte, daß verschieden große Tiere allein aus statischen Gründen verschiedene Proportionen haben müssen.

2. Es besteht die Möglichkeit, mittels einer divariaten Analyse die Variabilität der Verhältnisse zu klären. Dabei können verschiedene Wege eingeschlagen werden, auf die ich aber an dieser Stelle nicht näher eingehen möchte: ich verweise auf die Arbeit von Udo Rempe (1962). Bei meinen Betrachtungen habe ich den Schwerpunkt auf die Kanonische Analyse gelegt. Sie berücksichtigt Größenunterschiede, die z. B. durch Mittelwerte verschiedener Populationen symbolisiert werden. Die allometrischen Methoden dienen nach Snell dazu, Größeneinflüsse und damit verbundene Proportionsänderungen sicher zu erkennen. Diese Methode wurden von Snell bei Untersuchungen an Gehirnen zuerst angewandt. Später fand sie durch Dubois, Lapicque, Klatt, Huxley, Bertalanffy, Rensch, Frick, Röhrs und Bohlken u. a. allgemeine Anwendung.

Zum Schluß noch zwei Bemerkungen zur allometrischen Methode. Zwei Forderungen sind zu stellen, wenn die variationsstatistische Methode zur Kennzeichnung biologischer Gesetzmöglichkeiten benutzt werden soll. 1. Die Meßwerte müssen möglichst genau erfaßt sein.

2. In ihrer mathematischen Struktur soll die Methode nicht so schwierig sein und eine sinnvolle biologische Interpretation ermöglichen (Sholl, 1948)[1].

VI. Schädelanalyse

Zur Untersuchung der Schädelbesonderheiten dienten Diagramme der Schädelmaße. (X-Achse die Logarithmen der CB-Länge, Y-Achse die Logarithmen der anderen Schädelmaße). Durch den Bezug aller Maße auf die CB-Länge war ein Vergleich der aus einem Diagramm erhaltenen Ergebnisse mit den aus anderen Darstellungen gewonnenen Befunden möglich. So wurde eine zusammenfassende Bewertung der Schädelmerkmale erreicht.

In den einzelnen Diagrammen sind für die 4 Sonnendachsarten die Mittelpunkte und die Streuungsellipsen gesondert. Bei folgenden Maßpaaren ordneten sich die Mittel-

[1] Die Berechnungen erfolgten nach Programmen von Udo Rempe. Bei den Rechenarbeiten an der X1 im Rechenzentrum Kiel half mir Herr Dr. Jürgen Stork. Beiden möchte ich für ihre Unterstützung herzlich danken.

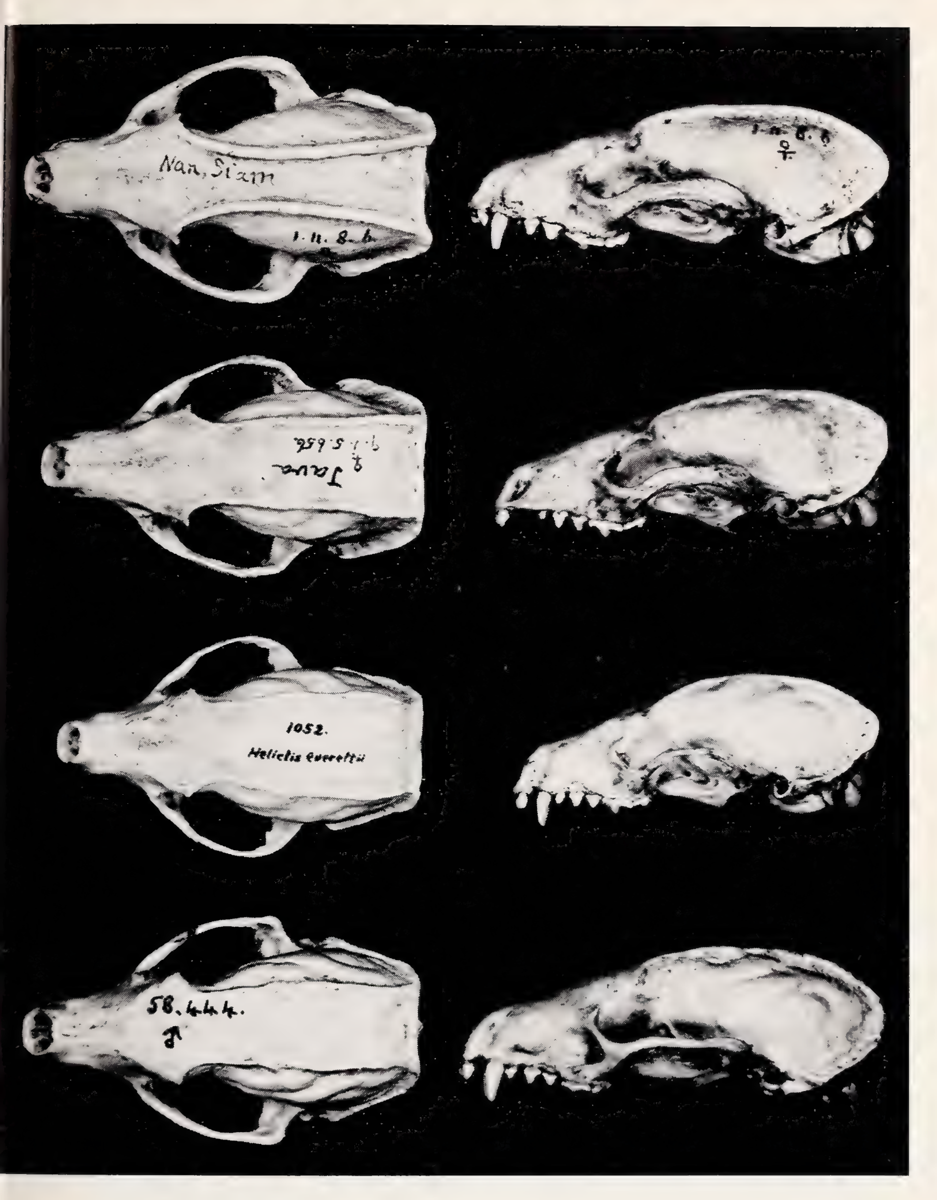


Abb. 3. Dorsale und laterale Schädelansicht der 4 Sonnendachsarten *von unten nach oben: Melogale personata, Melogale orientalis, Melogale everetti* und *Helictis moschata* (im gleichen Größenverhältnis)

punkte der Arten der Gattung *Melogale personata, Melogale orientalis* und *Melogale everetti* besonders deutlich entlang einer Geraden an:

Hirnvolumen zu CBL; Größte Schädellänge zu CBL; Hirnachse zu CBL; Orbita-Meatus zu CBL; Prosthion-Orbitale zu CBL; Interorbitalbreite zu CBL. Diese Unterschiede sind also im wesentlichen größenbedingt. Demgegenüber wich der Mittelpunkt von *Helictis moschata* in vielen Maßen von dieser Geraden ab. Es schien sinn-

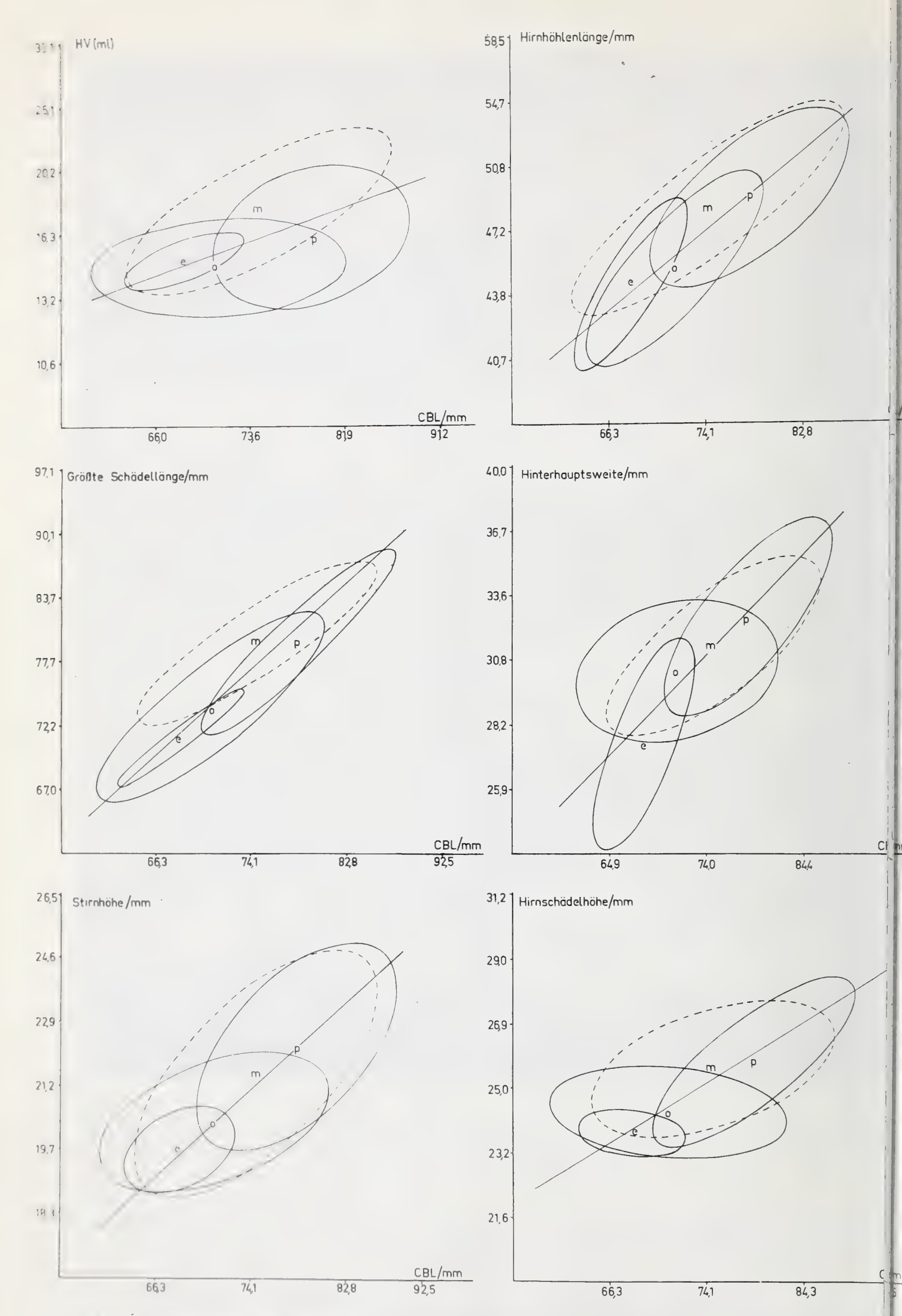


Abb. 4. Korrelation Hirnvolumen, Hirnhöhlenlänge, größte Schädellänge, Hinterhauptsweite, Stirnhöhe, Hirnschädelhöhe zur CB-Länge

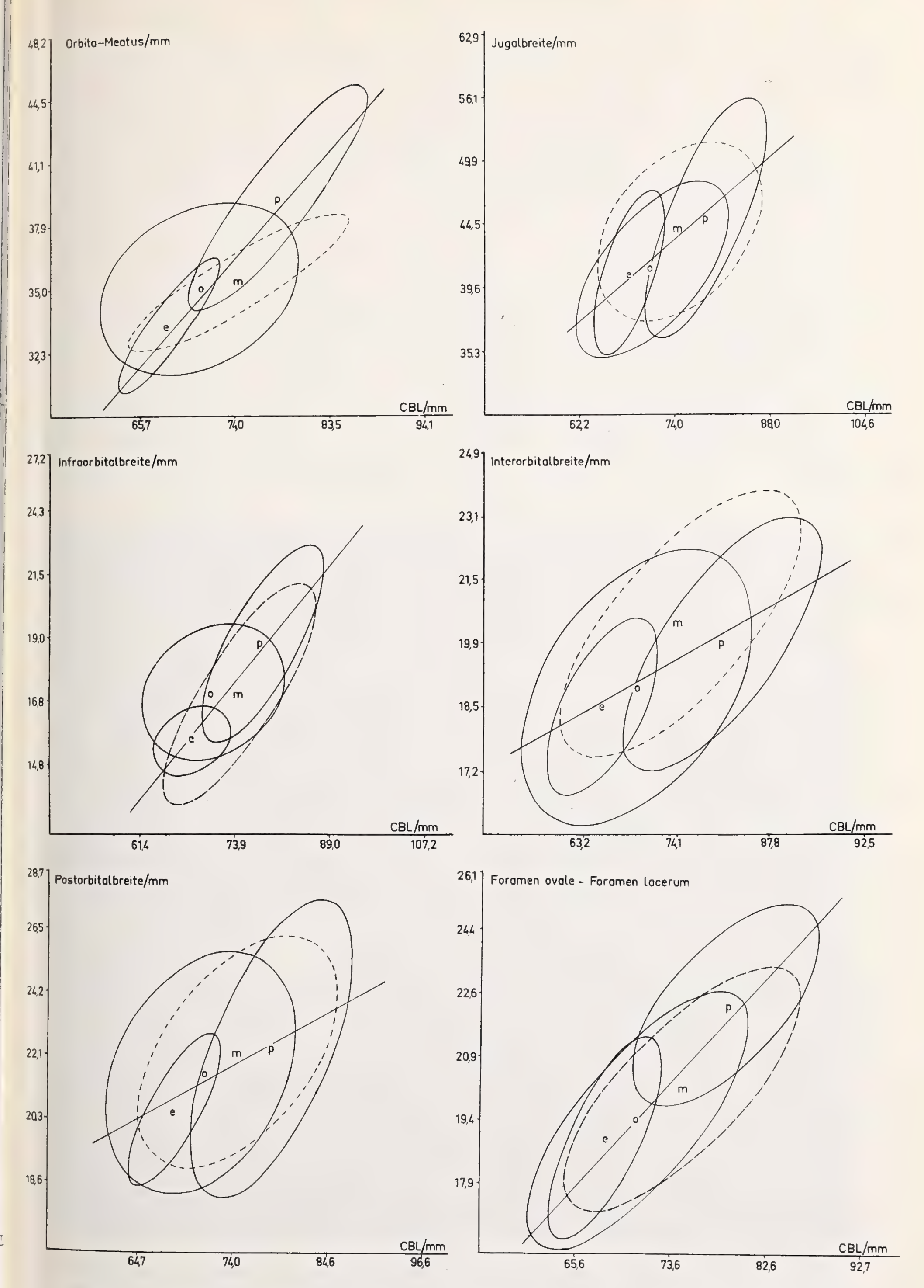


Abb. 5. Korrelation Orbita-Meatus, Jugalbreite, Infraorbitalbreite, Interorbitalbreite, Postorbitalbreite, Foramen ovale — Foramen lacerum zur CB-Länge

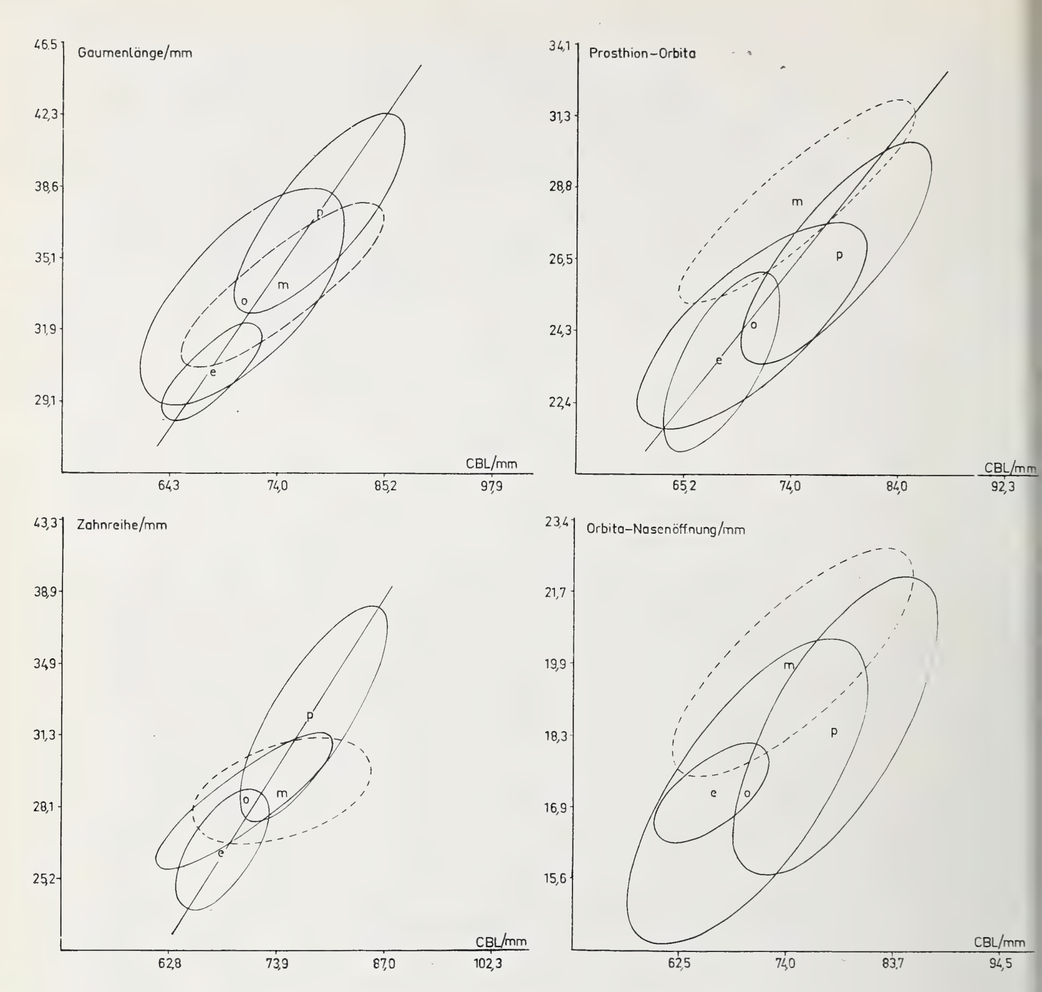


Abb. 6. Korrelation Gaumenlänge, Prosthion-Orbita, Orbita-Nasenöffnung, Zahnreihe zur CB-Länge

voll, zunächst die Unterschiede von *Helictis moschata* gegenüber den drei anderen Sonnendachsarten herauszustellen.

Dazu die Analyse folgender Abschnitte des Schädels: 1. Hirnschädel; 2. Gesichtsschädel; 3. Nasenteil; 4. Zähne.

In den graphischen Darstellungen wurde jeweils eine Gerade eingezeichnet, von der die Mittelpunkte von *Melogale personata*, *Melogale orientalis* und *Melogale everetti* in den erwähnten Maßkombinationen nur wenig abwichen.

A. Das gegenüber der CB-Länge relativ größere Hirnvolumen wird beim Vergleich der größten Unterart von *Helictis moschata*, *Helictis moschata ferreogrisea*, mit der kleinen Unterart von *Melogale personata*, *Melogale personata laotum* deutlich erkennbar.

Eine weitere Analyse der Unterschiede wird durch einige Meßstrecken am Hirnschädel erreicht. Die Länge der Hirnhöhle ist ebenfalls größer, außerdem ist der Hirnschädel höher. Da aber die Breite der Hirnkapsel (die Hinterhauptsweite) nur un-

		HV	CBL
Mittelwerte:	*Helictis moschata ferreogrisea*	18,4	76,2
	Melogale personata laotum	14,7	79,0

Beim Vergleich der Mittelwerte aus allen Individuen der beiden Arten ergibt sich folgendes Bild:

		HV	CBL
Mittelwerte:	*Helictis moschata*	17,0	71,8
	Melogale personata	14,7	77,6

wesentlich zugenommen hat, muß sich der Gehirnschädel gestreckt und erhöht haben. Die Lateralansicht der Schädel von *Helictis moschata* zeigt, daß die Gehirnkapsel viel weiter nach hinten gezogen ist, so daß das Occipitale einen spitzeren Winkel aufweist als bei den Arten der Gattung *Melogale*. Die Veränderung drückt sich auch durch die Vergrößerung der gesamten Schädellänge aus, obwohl diese nicht besonders stark ist. Die Ventralansicht läßt die relative Verringerung der Zahnreihenlänge und die Verschmälerung des Zahnteiles bei allen Meßstrecken bei *Helictis moschata* gegenüber *Melogale personata* erkennen. Die Gaumenlänge ist relativ weniger verkürzt. Der Ab-

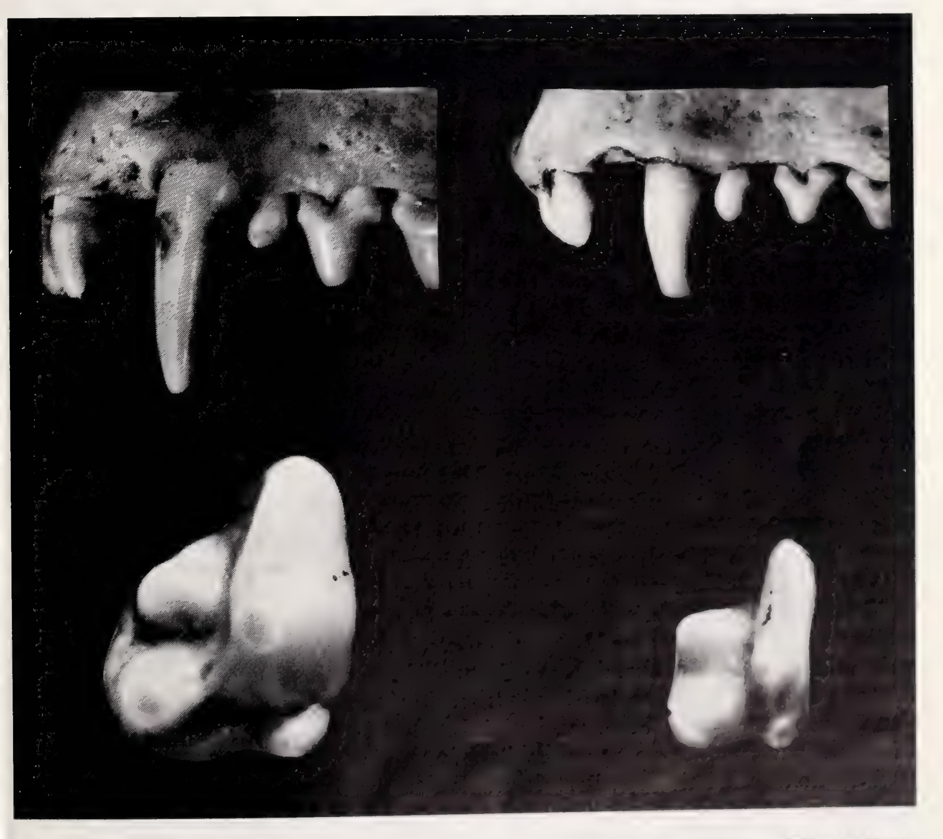


Abb. 7. Zahnunterschiede zwischen *Melogale personata* und *Helictis moschata* — *Oben:* Unterschied zwischen P^1 und P^2 — *Unten:* Unterschied in der Ausformung des P^4 (im gleichen Größenverhältnis)

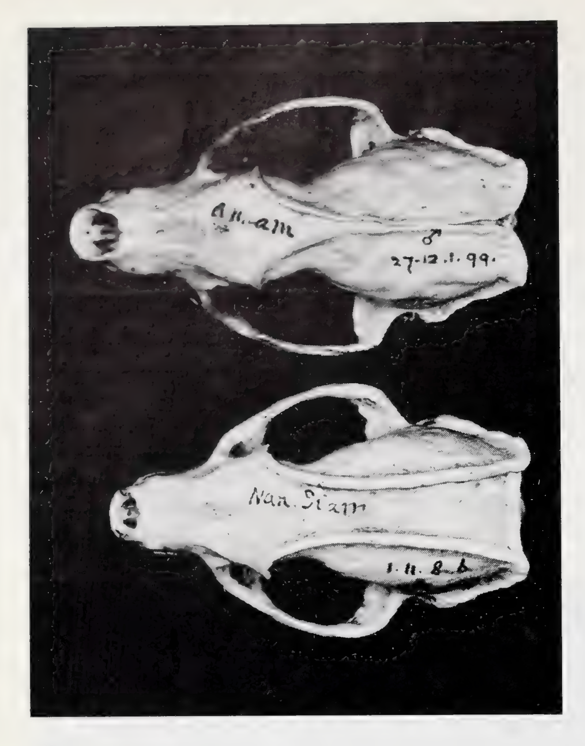


Abb. 8. Variation des Temporalleistenverlaufes bei *Melogale personata (im gleichen Größenverhältnis)*

stand vom Hinterrand der Zahnreihe zum Vorderrand der Choanen ist also unabhängig von *Melogale personata* vergrößert. Die Hirnschädelbasis ist dagegen wieder kürzer, wie der Abstand Foramen lacerum erkennen läßt.

Alle Arten haben die Zahnformel $\frac{3141}{3142}$; trotzdem schreibt Blanford in seinem Werk „The Fauna of British India inclusive Ceylon and Burma“ über die Sonnendachse (übersetzt): „Alle Arten sehen sich in ihrem Äußeren sehr ähnlich, doch es gibt deutliche Unterschiede bei den Zähnen“. Betrachten wir zuerst die Größenverhältnisse des P^1 und P^2 sowie des unteren Caninus. Bei *Helictis moschata* ist der obere zweite Prämolar gleich groß wie der erste Prämolar. Bei *Melogale* ist der P^1 wesentlich kleiner als der P^2. Ferner ist bei *Melogale personata* der untere Caninus in seinem äußeren Rand konvex anstatt nahezu gerade wie bei *Helictis moschata.* Im ganzen ist hier der untere Caninus schwächer ausgebildet. Einen besonders krassen Unterschied findet man in der Ausformung des P^4. Bei *Melogale personata* besitzt der P^4 eine sehr große innere Ausbuchtung, den Talus, der zwei getrennt gelagerte Spitzen aufweist. Der Außenrand des Zahnes ist stark konvex. Proto-, Meta- und Paraconid sind gut entwickelt. Der P^4 ist bei *Helictis moschata* kleiner; Außen- und Innenrand sind konkav. Proto-, Meta- und Paraconid sind gut entwickelt, ferner sind die Spitzen des Talus vorhanden, jedoch sind die Spitzen nicht so stark ausgebildet. Der größte Unterschied liegt in der „Übergangszone“ zwischen Außenteil des Zahnes und seinem Talus. In dieser Zone liegt bei *Helictis moschata* eine starke Einbuchtung, während der P^4 bei *Melogale personata* eine ausgesprochen kompakte Form hat. Auch metrisch läßt sich innerhalb des Zahnteiles die relativ geringere Größe des Reißzahnes und der Molaren gegenüber den Prämolaren erfassen.

Verbunden mit der geringeren Bezahnung ist eine gegenüber der CB-Länge relativ geringere Kaumuskulatur bei *Helictis moschata.* Der Jochbogen ist etwas breiter, ferner stehen die Unterkieferbreite, d. h. die Coronoidfortsätze weiter auseinander. Die Verkürzung des Abstandes Orbita–Meatus führt trotzdem zu einem geringen Durchmesser der Öffnung zwischen Jochbogen und Hirnschädelwand. Die Temporalleisten von *Melogale personata* laufen enger, bedingt durch die größenabhängige Verkleinerung der Gehirnkapsel. Bei *Helictis moschata* laufen die Temporalleisten weiter auseinander, bedingt durch die relative Vergrößerung der Gehirnkapsel. Durch die weiter nach oben verlagerten Temporalleisten von *Melogale personata* kann auf eine größere Ansatzfläche der Kaumuskulatur und auf eine stärkere Bezahnung geschlossen werden.

Schon im vergangenen Jahrhundert ist die Abhängigkeit der Ausformungen der

Cristae von Schädelgröße und Bezahnung untersucht worden. Fick (1857, 1859) oder Klatt (1944, 1949) stellten die Beziehungen zur Schädelgröße dieser Bildungen heraus. Die Schädel von *Melogale personata* weisen die stärkeren Temporalleistenbildungen auf. Eine starke Variabilität der Lage ist zu verzeichnen, es können, wie die Abb. 8 zeigt, die Temporalleisten fast zu einer Crista sagitalis verschmelzen.

Zusammenfassend können wir feststellen, daß die Schädelproportionen von *Helictis moschata* sich in vieler Hinsicht von *Melogale personata* unterscheiden. Der Hirnschädel ist bei *Helictis moschata* relativ größer und länger. Das Planum occipitale ist nach hinten verlagert. Die Temporallinien sind stärker voneinander getrennt. Die Augen und die vorderen Enden der Jochbögen sind nach hinten gerutscht. Die kleine Schnauze wirkt dadurch lang und schmal. Die Zähne sind kleiner. Bei derartig starken Abweichungen kann auf eine andere Lebensweise geschlossen werden. Die Bezahnung deutet auf Nahrungsunterschiede hin. Ferner ist aus der Stellung des Planum occipitale wohl auch auf eine andere Stellung des Kopfes, also auf eine andere Kopfhaltung zu schließen. Inwieweit man diesen Gedanken fortsetzen kann, ob sich daraus eine andere Lebensweise, d.h. ein spezielleres Nahrungsspektrum ergibt, muß offengelassen werden.

Im ersten Teil der Schädelanalyse sind die Unterschiede zwischen *Melogale personata* und *Helictis moschata* deutlich geworden. Anschließend sollen die Verhältnisse innerhalb der Gattung *Melogale* untersucht werden.

B. Innerhalb der Gattung *Melogale* sind die Unterschiede in der CB-Länge zwischen *Melogale everetti* und *Melogale orientalis* geringer als zwischen

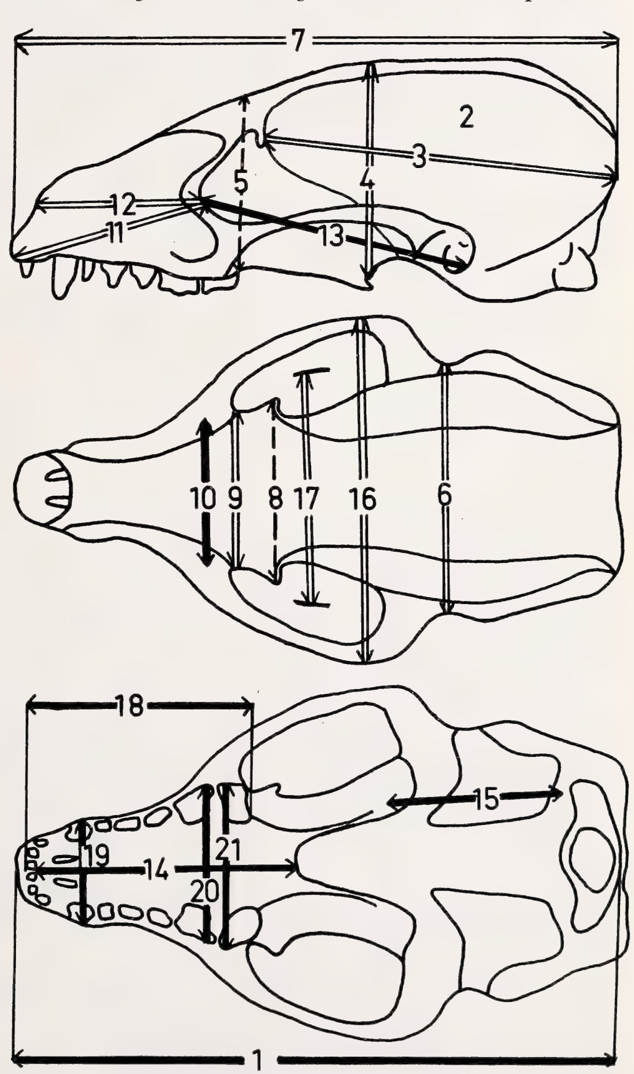


Abb. 9. In der Darstellung des Schädels wurde das Ergebnis „relativ größer“ durch Einzeichnen des gemessenen Teils oder der gemessenen Strecke in Form einer weißen Fläche oder eines weißen Pfeils veranschaulicht. Das Ergebnis „relativ kleiner“ wurde in Form von schwarzen Pfeilen veranschaulicht. Lag kein Unterschied vor, so ist dies mit einer gestrichelten Linie gekennzeichnet

Melogale personata und *Melogale orientalis.* Wenn wir eine nähere Verwandtschaft zwischen *Melogale everetti* und *Melogale personata* annähmen, so würden die größenbedingten, trendartigen Veränderungen noch am ehesten durch eine Gerade durch die Mittelpunkte dieser beiden Arten dargestellt. Wären dagegen *Melogale personata* und *Melogale orientalis* näher verwandt, so würde eine Gerade durch deren Mittelpunkte eher diese Aufgabe erfüllen. Zur Beurteilung der Unterschiede zwischen *Melogale everetti* und *Melogale orientalis* ist der Verlauf dieser unbekannten Geraden nicht erforderlich. Eine Gerade durch den Mittelpunkt von *Melogale personata*, die etwa zwischen den Mittelpunkten von *Melogale everetti* und *Melogale orientalis* hindurchläuft, läßt bereits die vom Trend unabhängigen Abweichungen von *Melogale everetti* gegenüber *Melogale orientalis* erkennen. Werten wir die Abweichungen des Mittelpunktes von *Melogale everetti* von dieser Geraden in der gleichen Art wie bei *Helictis moschata* aus, so erhalten wir, mit der Ausnahme der Unterschiede in der Zahnform und der Lage des Vorderrandes der Choanen, ein ganz ähnliches Bild wie bei *Helictis moschata.* Zwischen *Melogale everetti* und *Helictis moschata* finden wir also im abgeschwächten Grad die gleichen Unterschiede wie zwischen *Helictis moschata* und *Melogale personata.* Innerhalb der beiden Arten *Melogale everetti* und *Melogale orientalis* steht also *Melogale everetti Helictis moschata* am nächsten.

Schwieriger ist die Einordnung von *Melogale personata.* Hierzu wurde eine Diskriminanzanalyse herangezogen. Die Logarithmen folgender Maße wurden benutzt:

Condylobasallänge*
Hirnhöhlenkapazität
Scheitellänge*
Hirnachse
Zahnreihe
Gaumenlänge

Orbita-Meatus*
Prostion-Orbita
Infraorbitalbreite
Interorbitalbreite*
Postorbitalbreite
Postorbitalenge

Abstand der Außenseiten der P^4*
P^4 Länge außen
Breite des M^1*
Unterkieferbreite
Länge des M_1*

Durch eine Rückwärtselimination wurden die 7 Maße (durch * gekennzeichnet) nachträglich ausgeschlossen, da sie keine Verbesserung der Trennung herbeiführten. Ein Maß für die Unterscheidbarkeit der vier Arten ist der verallgemeinerte Abstand (s. LINDER, 1960; REMPE 1965). Zwischen den vier Arten wurden folgende Werte ermittelt (siehe Tabelle auf S. 17!).

Demnach sind sich also jeweils die Paare *Helictis moschata* und *Melogale everetti, Melogale everetti* und *Melogale orientalis* sowie *Melogale personata* und *Melogale orientalis* in der Schädelform am ähnlichsten, während zwischen *Helictis moschata* und *Melogale orientalis* sowie *Melogale everetti* und *Melogale personata* stärkere Unterschiede bestehen. Am wenigsten ähneln sich *Helictis moschata* und *Melogale personata*[2].

Vergleicht man dieses Ergebnis noch mit der geographischen Verbreitung! *Melogale*

[2] Dort, wo beide Formen leben, dürften sie bereits auf Grund der gegebenen Schädelbeschreibungen bestimmbar sein. Anderenfalls kann mit der Trennformel eine Zuordnung erreicht werden.

Trennwert = — 17 9760 x log (Hirnvolumen)
— 13.4885 x log (Hirnachse)
— 36.3045 x log (Zahnreihe)
— 36.0645 x log (Gaumenlänge)
+ 83.5538 x log (Prosthion-Orbitale)
— 20 5414 x log (Infraorbitalbreite)
— 3.23899 x log (Postorbitalenge)
— 22.2261 x log (Länge des P^4 außen)
23.8170 x log (Unterkieferbreite)
59 1708

Ist der Trennwert negativ, so handelt es sich um *Melogale personata*, sonst um *Helictis moschata* — (Anzahl *M. pers.* 9, *H. mosch.* 19). — Freiheitsgerade innerhalb der 4 Arten für die Streuung der Trennwerte n₂ = 30.

	everetti (6)	*orientalis* (9)	*personata* (9)
moschata (19)	3,97	7,14	10,22
everetti (6)		4,22	7,50
orientalis (9)			4,13

(Die Zahlen der berücksichtigten Tiere in Klammern gesetzt)

personata und *Helictis moschata* leben auf dem Festland. Trotz ihrer Unterschiede überlappen sich ihre Verbreitungsgebiete nur wenig. Sie vikariieren also weitgehend. Wären die beiden Inselformen nicht durch das Meer von den Festlandformen getrennt, so könnte man auch bei ihnen mit einem Vikariieren rechnen. Es ist nun auffällig, daß *Melogale everetti* auf Borneo vorkommt, also auf einer Insel, die schon länger vom Festland getrennt ist als Java. *Melogale orientalis* ist auf Java beschränkt, das anschließend vom Festland getrennt wurde. Es ist daher anzunehmen, daß *Melogale everetti* schon nach Borneo gelangte, als *Melogale personata* noch nicht diejenigen Merkmale gewonnen hatte, die *Melogale orientalis* und *Melogale personata* von *Melogale everetti* und *Helictis moschata* unterscheiden. Andererseits darf gefolgert werden, daß *Melogale personata* diejenigen Merkmale, die sie von *Melogale orientalis* und *Melogale everetti* unterscheiden, erst nach der Trennung Javas und Sumatras vom Festland erwarb. Dabei muß nicht notwendigerweise angenommen werden, daß dies erst nach der letzten Meerestransgression geschah. Somit gelangen wir zu der Auffassung, daß eine gemeinsame Vorfahrenform von *Melogale everetti* und *Helictis moschata* sich in zwei Gruppen teilte, von denen der eine Teil bis Borneo verbreitet war, der andere Teil weiter nördlich lebte. Diese beiden Stämme führten zu der rezenten Art *Helictis moschata* und einer Art, die *Melogale everetti* ähnelte. Von dieser Form stammen auch die Vertreter auf Java und dem westlichen Teil des Festlandes (Burma) ab. Diese verstärkten die Bezahnung, vor allem die Reißzähne und ferner den Gesichtsschädel. Die Augenhöhlen rückten weiter nach vorne und das postorbitale Gebiet verlängerte sich. Die Augen rückten etwas weiter aufeinander zu, dadurch wurde der Gesichtsschädel länger. Das Verhältnis von Gesichtsschädel zu Gehirnschädel verschob sich. Die Temporallinien sind weiter nach oben verlagert. Während *Melogale orientalis* etwa auf dem Stadium stehen blieb, ging die Entwicklung bei *Melogale personata* über diese Art der Merkmalsausprägung hinaus. Das postorbitale Gebiet wurde weiter verlängert und stärker eingeschnürt. Dadurch wird auch das zur CB-Länge relativ kleinere Gehirn von *Melogale personata* gegenüber *Helictis moschata* im wesentlichen erklärt. Es ist unwahrscheinlich, daß das Hirnvolumen bei *Melogale personata* verringert wurde. Vielmehr scheint die Verlängerung des Gesichtsschädels und die Verlagerung der Augen und des Nasenteils nach vorne zu einer Vergrößerung der CB-Länge geführt zu haben. *Melogale everetti* nimmt in dieser Hinsicht eine Mittelstellung zwischen *Melogale personata* und *Helictis moschata* ein. Ob der Unterschied im relativen Hirnvolumen zwischen *Helictis moschata* und *M. everetti* auf ähnliche Art erklärt werden kann oder ob bei *H. moschata* auch eine Vergrößerung des Hirnvolumens eintrat, können wohl nur Studien über den Aufbau des Hirns lehren.

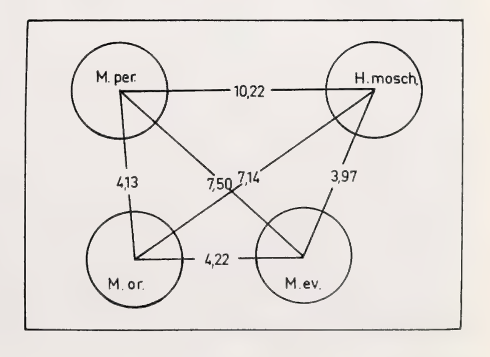
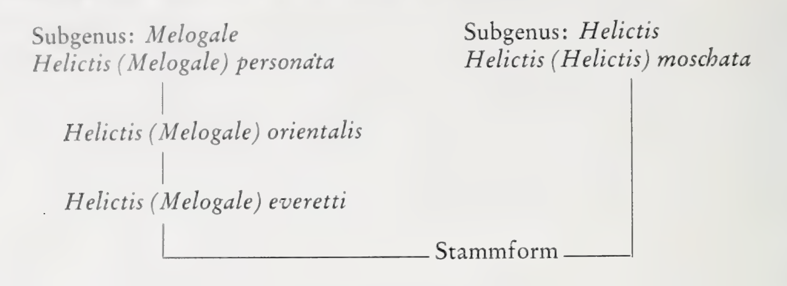


Abb. 10. Graphische Darstellung des Ergebnisses der Diskriminanzanalyse

Die Untersuchung der Schädelform zeigt bei Berücksichtigung der geographischen Verbreitung der Sonnendachse, daß *Melogale everetti* und *Helictis moschata* sich ähneln und daß *Melogale orientalis* zwischen *Melogale everetti* und *Melogale personata* vermittelt. Demnach schien es gerechtfertigt, alle vier Arten in einer Gattung und Untergattung zusammenzufassen. Jedoch ist *Helictis (Helictis) moschata* von den drei Arten *Helictis (Melogale) everetti, orientalis* und *personata* in der Morphologie der Zähne so weit entfernt, daß eine subgenerische Trennung gerechtfertigt erscheint. In einem Beziehungsdiagramm lassen sich die Ergebnisse knapp zusammenfassen.



Zusammenfassung

Anhand von Schädelmerkmalen wird die Systematik der vier Sonnendachsarten, vor allem die Verhältnisse im zwischenartlichen Bereich geklärt. Die Unterschiede zwischen *Melogale personata* und *Helictis moschata* stehen im Mittelpunkt der Untersuchung, anschließend erfolgt eine Analyse der Beziehungen zwischen den vier Sonnendachsarten.

Summary

The systematic and the interrelationships of the four species of the Ferret-Badgers are clarified by the cranial features. The differences between *Melogale personata* and *Helictis moschata* form the focal point of the study and are followed by an analysis of the relationships of the four species of the four Ferret-Badgers.

Literatur

Allen, G. M. (1938): The mammals of China and Mongolia. Bd. 1, S. 391—398.
Beddard, F. E. (1905): Some notes upon the anatomy of the Ferret-Badger. PZS, S. 21—29.
Bethke, H. (1919): Vergleichende Untersuchungen an Frettchen und Iltissen. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. 36.
Blanford, W. T. (1891): The Fauna of British India incl. Ceylon and Burma. S. 172—175.
Chasen, F. N. (1940): A Handlist of Malaysian Mammals. Bull. Raffles Mus. Singapore **15** (p. 91).
Ellerman, J. R., and Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Checklist of Palearctic and Indian Mammals. London, S. 269—271.
Fick, L. (1857): Über die Ursachen der Knochenformen. Göttingen.
— (1859): Neue Untersuchungen über die Ursachen der Knochenformen. Marburg.
Gray, J. (1831): Mammals of Hainan. Proc. Zool. Soc. London. S. 94.
Klatt, B. (1912): Über die Veränderung der Schädelkapazität in der Domestikation. Sitz. Ber. d. Ges. Naturf. Freunde Berlin, **3**.
— (1949): Die theoretische Biologie und die Problematik der Schädelform. Biol. gen. Wien. **19**, S. 5—89.
Linder, A. (1960): Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure. 3. Aufl., Birkhäuser, Basel.
Pocock, R. J. (1941): Fauna of British India, Mammalia, Vol. II, Carnivora, S. 390—417.
Rempe, U. (1962): Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen, Zool. Anz. **169**, S. 93—140.
— (1965): Lassen sich bei Säugetieren Introgressionen mit multivariaten Verfahren nachweisen? Z. Zool. System. u. Evolutionsforschg. II, S. 388—411.

Röhrs, M. (1958): Allometrische Studien in ihrer Bedeutung für Evolutionsforschung und Systematik. Zool. Anz. **160**, 11/12, S. 276—294.
Sholl, J. (1948): The quantitative investigation of the vertebrate brain and the applicabillity of allometrie formulae to its study. Proc. Royal Soc. **135.**
Simpson, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bulletin of the Am. Mus. of Nat. Hist., **85**, p. 114.
Snell, G. (1891): Hirngewicht, Körpergewicht, geistige Fähigkeiten. Arch. Psych. **23.**
Sody, H. J. V. (1937): Notes on some mammals from Sumatra, Java, Bali, Buru, and New Guinea. Temminckia **2**, 211—250.
Swinhoe, R. (1862): Mammals of Formosa. Proc. Zool. Soc. London. p. 335 f.
Walker, E. P. (1964): Mammals of the world. Bd. II, p. 1211.

Anschrift des Verfassers: stud. rer. nat. Wolf Everts, 23 Kiel, Neue Universität, Institut für Haustierkunde, Olshausenstr. 40—60

Color Discrimination in *Citellus lateralis chrysodeirus* (Merriam, 1890)

By John H. Wirtz

Eingang des Ms. 17. 4. 1967

Of all visual processes investigated, color vision has received the most attention. All sciurids, with the exception of the flying squirrel *(Glaucomys)* have pure cone retinae; yet there is little work reported on color vision in this group. Kolosvary (1934) found when the East European ground squirrel, *Citellus citellus*, was offered variously colored bits of paper for nesting material, certain colors were selected more readily than others. From these data he concluded that this form possessed color vision. Walls (1942), in comparing these data with color preference in the tree-squirrel, indicated some doubt as to the validity of Kolosvarys interpretation. Reimov (1957), working with the dwarf souslik *Citellus pygmaeus* in the field, indicated that this animal exhibited a differential brightness discrimination rather than a response to color.



Fig. 1. Citellus lateralis chrysodeirus (Merriam, 1890)

Because of the diurnal habit and the fact that golden mantled ground squirrels (Fig. 1) have photopic retinal mechanisms, it would be reasonable to suspect that they would demonstrate color vision. Arden and Tansley (1955) by means of electroretinograms worked out the spectral sensitivity of the pure-cone retina of the grey

squirrel, *Sciurus carolinensis leucotis,* and found that there was good color sensitivity. And yet, when tests for responses to color are conducted, there is little if any indication that squirrels actually see color, at least as color is interpreted by man.

Color Discriminations Testing

Three approaches were used in an attempt to ascertain whether or not mantled ground squirrels would indicate a color preference. In the first attempt at color discrimination, ground squirrels were conditioned to coming to a particular area to obtain unshelled peanuts. After the conditioning period, unshelled peanuts stained blue, red, yellow, and green with Rit dyes were substituted for natural colored peanuts. Colored and uncolored peanuts were also soaked in gasoline, pine pitch, alcohol, formalin, creosote oil stain, and pine oil disinfectant, in order to eliminate the possibility of these animals responding to odor. In another experiment, colored and uncolored peanuts were placed in No. 11 veterinary capsules and suspended from strings. This eliminated not only odor, but also prevented the animals from "recognizing" peanuts by feel and/or texture.

In the third experimental set-up, three plywood boxes were constructed, each with a door through which ground squirrels could enter (Fig. 2). Once the animals were conditioned to go into the boxes for food, colored construction paper was placed over each door. At first, red, yellow, and blue colors were used. Later, other colors plus various shades of grey and finally no colors at all were employed. To test for color discrimination, only one box, the reward stimulus, had food in it which was available to the animal. The non-reward stimuli had food in the box, but it was not available

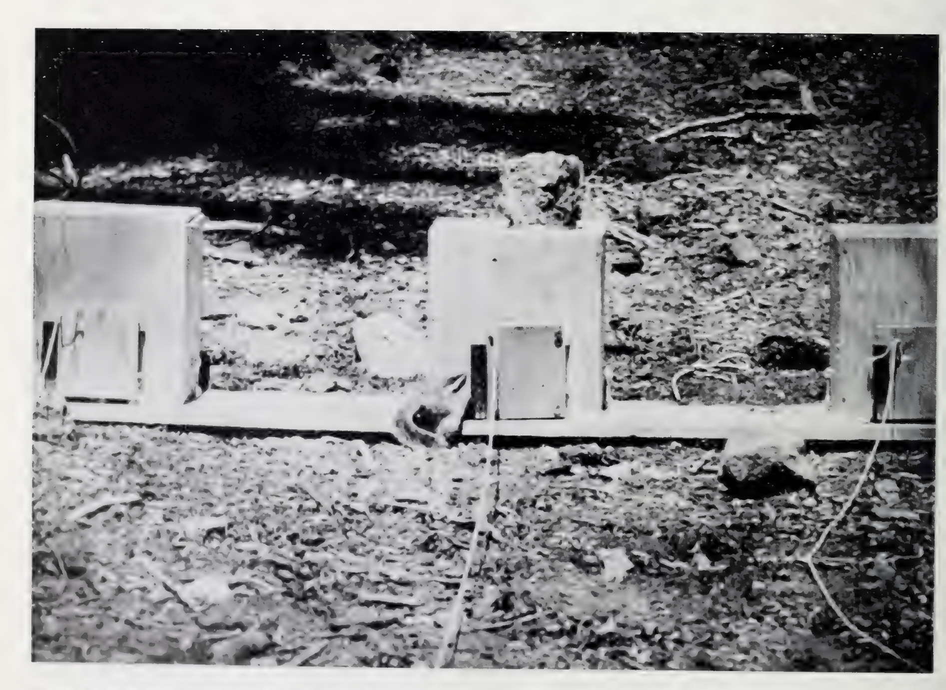


Fig. 2. An illustration of the experimental units and the manner in which they were arranged when testing for color vision

to the ground squirrels. After each trial, whether successful or not, the positions of the boxes were changed, thus avoiding the possibility of position-learning.

When the boxes were fiirst set out, generous amounts of the food, peanuts and oats mixed, were placed on the floor of the box. This soon proved to be impractical; for once an animal entered the box, it would stay there until its cheek pouches were full. To overcome this difficulty, a food dispensing device was invented (Fig. 3 and 4). This consisted of a tin can as a reservoir with a one inch opening cut into the bottom. Beneath this opening, a wheel two inches in diameter, and one inch wide, with a pocket in it large enough to hold five peanut kernels was suspended on an axle between brackets. A short lever was soldered to the axle, and a cord was attached to the inside of the door and the lever. Thus, when the door was opened, five peanuts were dropped to the floor of the box. When the device was first set up, the operation was entirely automatic, i. e., the bucket would trip on opening the door and be reset when the door closed. This proved to be disadvantageous, for the animals soon learned to respond to the sound of dropping peanuts as they opened the door to leave the box. They would then turn around and continue to fill their pouches. This problem was overcome by attaching a length of string to the lever ("A" Fig. 4) and by manually operating the closing of the door and resetting of the bucket.



Fig. 3. Photograph of the food dispensing mechanism. Food was put into the container through an opening at the top

Experimental Results and Discussion

I. Dyed peanuts

a. Training period: At the beginning of the color discrimination experiments, unshelled, noncolored peanuts were put on a board in an open area and left there until a number of animals were conditioned to coming to the area.

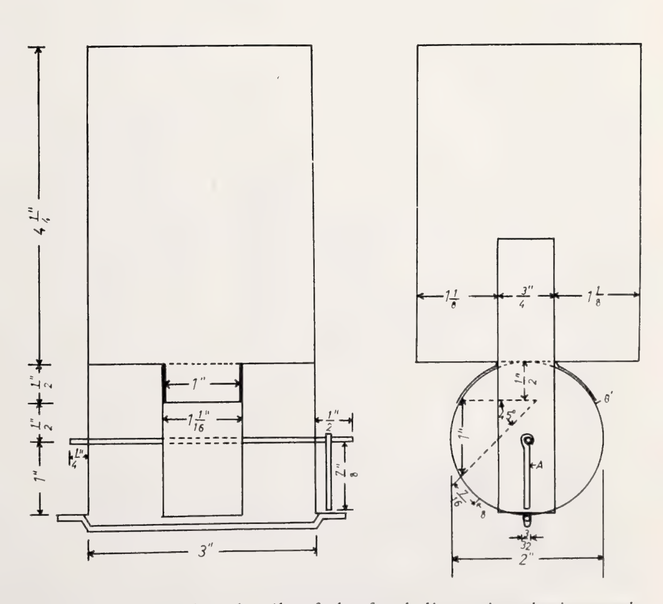


Fig. 4. Construction details of the food dispensing device used in color vision experiments

b. *Peanuts dyed with methyl green:* After the animals were assumed to be conditioned, the uncolored peanuts were exchanged for some which had been dyed with methyl green.

c. *Varicolored peanuts in individual piles:* After several animals habitually visited the area and were conditioned to green peanuts, peanuts dyed purple with gentian violet, red with methyl red, and black with India ink were also placed on the board. The variously colored peanuts were placed in individual piles to see if the animals showed any preference for the different colors. This technique did not work well, for the animals would come in from the same direction, and stop at the first group of peanuts, regardless of color.

d. *Varicolored peanuts in one pile:* The peanuts were then put in one pile and mixed. However, the animals still indicated no color preference, taking the first peanut they came to.

II. Deodorized peanuts

It was then suspected that odor was a more important factor than sight in detecting the food. To observe if this were the case, uncolored and colored peanuts were soaked in either gasoline, formalin, 95 percent alcohol, or rubbed with pine pitch. The assumption was that these odoriferous substances would mask the scent of the peanuts, and if color perception were present, only green peanuts would be taken. The results were entirely unexpected. The treated peanuts were taken just as readily as untreated peanuts.

III. Discrimination boxes

Because the animals display a considerable manipulative ability, it was decided that if there were some device in which doors must be opened, and if on these doors there were colored cards, perhaps the animals would demonstrate color discrimination by consistently choosing the box with the colored door to which they had been conditioned, and thus be rewarded with food.

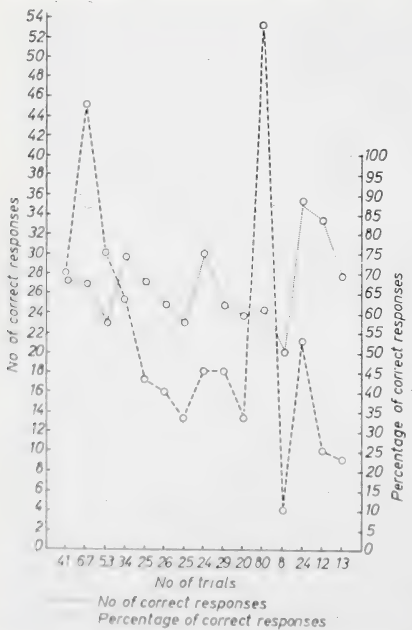


Fig. 5. A graph showing the number of correct responses to the experimental unit, and the percentages of right choices

Three boxes, nine inches on a side, were constructed. At first food was just placed inside the experimental box. This proved inefficient since the amimals would sit inside and fill their cheek pouches. It was then that the food dispensing devise was constructed. Figure 5 is a graph showing the number of right responses to the experimental box, as well as the percentage of correct choices. The graph was plotted for the total of the 481 trials conducted over a 15 day period. There were 320 correct responses and 161 wrong choices. Of the wrong responses, 78 were made to the right of the experimental unit, and 81 to the left of it. The average percentage for all of the trials is 66.5 percent.

a. *Training period:* On the first day of the trials, the boxes were set out loaded with peanuts and the doors tied open, thus getting the animals conditioned to going

into the boxes for food. Three hours later the doors were closed, but each box still had food in it. At first the ground squirrels investigated the area around the base of each box until they learned to open the door. Once they learned to open the doors, the animals were conditioned to a blue color.

b. *Blue card:* With a blue card on the reward stimulus and no colored cards on the non-reward stimuli, there were 11 correct responses and four wrong ones.

c. *Blue versus red and yellow cards:* Next, red and yellow cards were placed on the non-reward stimuli. For the six days that this combination of colors was used the number of correct responses was greater than wrong choices, of the 227 trials run, 150 were to blue, 25 to red and 52 to yellow (Table 1). To avoid the possibility of position learing, the boxes were shifted at random after each trial.

d. *Blue cards on all boxes:* After the sixth day and for the next three days, blue cards were substituted for red and yellow cards on the non-reward stimuli. The first day's results netted 13 right and 13 wrong responses. However, on the second day, there were 18 right and six wrong choices, indicating that the animals were respon-

The Number of Responses to Colored Cards on the Experimental Unit

Day	No Colors	* Blue (only)	* Blue Red Yellow	* Yellow (only)	* Green (only)	Pink (only)	Gray (only)	All Gray	* Green Gray Pink	* Pink Gray Green	* Gray Green Pink
1		11 r 4 w	17 r 9 w								
2			45 r 19 w								
3			30 r 21 w								
4			25 r 10 w								
5			17 r 8 w								
6			16 r 10 w								
7		13 r 13 w									
8		18 r 6 w									
9		14 r 12 w		4 r 2 w							
10				1 r 0 w	2 r 0 w	2 r 1 r	6 r 6 w	3 r 6 r			
11	11 r 7 w						28 r 17 w	11 r 4 w	7 r 2 w		
12									4 r 4 w		
13									7 r 3 w	8 r 0 w	6 r 0 w
14	10 r 2 w										
15					9 r 4 w						

The colors across the top of the chart are those used on the doors of the boxes. The asterisk after the color indicates the reward stimulus. The other two colors were on the non-reward stimuli. The word "only" beneath the color indicates there were no colors on the controls. The letter "r" after the numbers in the columns indicates the number of correct responses; the letter "w", the number of wrong responses.

ding to some stimulus other than color. Results of the third day were similar to those of the first with 14 right and 12 wrong responses.

e. *Yellow card:* Next, a yellow card was substituted for the blue card on the reward stimulus. Immediately after the change of cards, two correct responses were made to the yellow.

f. *Pink card:* A pink card was exchanged for the yellow one following the responses to the yellow card. There were two correct choices and one wrong response.

g. *Gray card:* After exchanging the pink card for a gray one, there were five right and six wrong responses.

h. *All gray:* After these 11 trials, gray cards were also placed on the non-reward stimuli. Of the nine trials run, three were correct and six were wrong.

i. *Gray card only:* The following day the gray cards were removed from the non-reward stimuli. Of the 45 trials conducted, 28 responses were correct and 17 were wrong.

j. *All gray:* The gray cards were then replaced on the non-reward stimuli. The results from the 15 trials were 11 right and four wrong.

k. *No color:* After these 15 trials, the cards were removed from all units. Following this there were 11 right and seven wrong choices.

l. *Green versus gray and pink:* Following the trials with no colored cards on the units, a green card was placed on the reward stimulus, and gray and pink cards on the non-reward stimuli. Of the 27 trials run over a three day period, there were 18 right choices and nine wrong ones.

m. *Pink versus gray and green:* With a pink card on the experimental unit, there were eight correct responses and no wrong choices.

o. *No colors:* Again after removing all cards, there were 10 right responses and two wrong choices.

p. *Green card only:* Finally, a green card was put on the reward stimulus and no cards on the other two units. The results obtained were nine right and four wrong responses.

The data of this experiment were subjected to the chi-square test, and at the five percent level with one degree of freedom, the results were significant. The significance cannot be interpreted to mean golden-mantled ground squirrels have color discrimination. It does mean, however, that some stimulus other than color vision was responsible for the animals making the right choices to the experimental unit.

Like many other animals, mantled ground squirrels have anal scent glands, and thus, mark an area for identification. Several attempts were made to destroy any odor the boxes might have had from animals being in contact with them. The boxes were "painted" with pine oil disinfectant, and later sprayed with air freshener (the type used in homes). In either case there was no change noted in the facility with which the animals found the experimental unit. Finally, the boxes were painted with creosote oil stain. At first, the animals, except number six, appeared confused. Number six went immediately to the experimental unit, but the others sniffed around the three boxes and did not open the doors. After number six returned to the experimental unit several times, other animals began to enter the box and help themselves to food.

Observations of the activiy of the animals would tend to indicate that smell is important. In general, there was considerable investigative behavior by all participants. Even after becoming conditioned to finding food inside the box, the animals would sniff around the base of the boxes before opening the door. At times, individuals would go directly to one non-rewarding unit and then to the other, back to the first unit, run away a short distance, stop and rest, and then proceed to the reward stimulus.

Animal number six, the dominant, behaved differently than the other mantled

ground squirrels. He soon learned to operate the tripping mechanism of the dispensing device. When the animal opened the door of the reward stimulus, the vendor would spill a certain quantity of food on the floor, number six would begin to fill his cheek pouches, if there was room for more he would pull on the string which tripped the dispensing bucket, pick up the food dispensed, and continue this until his pouches were full; then and only then would he leave.

Oats were also tried as a food item, thinking that there was less odor and therefore not as readily detectable, however, there was no difference in the results.

IV. Peanuts on strings

In another series of experiments, animals were conditioned to reaching for peanuts suspended from strings. After the initial training, peanuts colored blue with Rit dye were used to replace the natural colored peanuts. In either case all peanuts were taken readily. After having been subjected to taking blue peanuts, some peanuts colored red and others yellow, also colored with Rit dyes, were likewise suspended from strings. At first the peanuts were all suspended at the same level above the ground. Later some red, some yellow and some of the blue peanuts were suspended high enough so that the animals had to "work" to get them. The nuts closest to the ground were taken first, and then those that were hung slightly out of reach. In either situation no color preference was indicated.

V. Peanuts in gelatin capsules

The final series of experiments were somewhat similar to those just described. The animals were again given blue colored peanuts. At the end of the training period, peanuts colored blue, red, or yellow and non-colored nuts were put into number 11 gelatin veterinary capsules, being careful to leave no peanut aroma on them. Some of the enclosed peanuts were then suspended above the ground within easy reach of the animals. Other capsules were placed in a pile on the ground.

The animals approached the suspended peanuts, sniffed briefly, and then either scurried off or began investigating the area. Similarly, the capsules were sniffed, and then abandoned. Only one capsule was taken and opened up, and it contained a yellow peanut. Some of the capsules were later smeared with peanut butter. Immediately animals tried to pick these up and carry them off, but because of the smoothness and size of the capsule this was impossible. After several attempts to carry the capsule away, the animals paid no further attention to them. These observations seem to indicate that smell, rather than color, is more important in finding food.

Perhaps reactions to color depend upon certain releasing mechanisms which are present in nature, but are not present in experimental situations. TINBERGEN (1951), working with the butterfly, *Pieris brassicae,* showed that for oviposition the female selects green objects, but for feeding selects yellow, blue, and red flowers. Certainly, one cannot readily compare reactive behavior between arthropods and vertebrates. However, in the light of such findings, it may well be that if the experimental approach were changed, and color perception tests were conducted under more natural conditions, one might obtain entirely different results.

Conclusions

Although there were a statistically significant number of correct responses to the reward stimulus, it cannot be concluded positively that there is a color discriminatory

capacity in golden-mantled ground squirrels. On the other hand, there is no proof that color vision is entirely lacking in these animals. LOCHER (1933) concluded that there is a very weak capacity for discriminating color in *Sciurus vulgaris*, but so very weak that, within limits of normal individual variation, it may be lacking in a particular individual. It may be that this is the case in mantled ground squirrels.

Suggestions as to methodology

One factor that appears to be responsible for the high number of correct responses is that the animals approached the experimental site from the same direction. Even though the boxes were shifted at random, over a long period of time the number of correct choices would be greater than wrong ones through choice alone. Suppose that at one trial the order would be: non-reward, non-reward, reward stimulus; the animal coming from the left could make the two wrong choices before a right response. On the other hand the animal coming from the right would make no wrong choices. If the position were changed to non-reward, reward, non-reward stimulus, both animals would each make a wrong choice and then a right one. Also, there would be a number of chance responses to the reward stimulus. Thus in no case are the animals responding to color but rather are "finding" the reward stimulus through the normal course of their behavior. A more satisfactory arrangement would be to control the direction of approach to the experimental units. This could be accomplished by elevating the boxes, and have runways, originating from a common point, leading to each of the units.

Odor appeared to be an important factor in finding the reward stimulus. Although attempts were made to mask the smell of peanuts, there was no assurance that this was done. A more satisfactory method of eliminating smell as a factor, would be to destroy the sensory structures of olfaction.

There is also the problem of color versus brightness discrimination. Prior to further field work it is suggested that all color cards be carefully matched for brightness value. In addition to color cards matched for brightness, a series of gray cards, not only matched with the color cards for brightness, but also an intermediate series should be used. The use of gray cards is a convenient method for eliminating the possibility of brightness discrimination. If the animal is trained to a color versus medium gray, and then other grays are substituted from a finely-graded series, color is qualitatively seen if no confusion arises between these grays and the positive stimulus.

Perhaps the best way to test for color vision would be to bring the animals into the laboratory, and use monochromatic light, the intensities of which can be carefully regulated.

The experimental units can also be used to test for pattern and form discrimination, and success or failure, might serve as a check on the validity of color experiments.

Summary

Although there were more correct responses during the experiments on color discrimination there is little evidence that golden mantled ground squirrels actually respond to a color stimulus. It appears that odor is a more important factor in making correct choices. The positive stimulus in some way, perhaps by glandular secretions from the fore paws, is marked, thus accounting for the high percentage of correct choices.

Zusammenfassung

Obwohl mehr richtige als falsche Diskriminationslösungen auftraten, wurde kein Beweis dafür gefunden, daß *Citellus lateralis* tatsächlich auf Farbreize reagierte. Es scheint, als ob der Ge-

ruch als Haupterkennungsfaktor diente. Die richtigen Lösungen erfolgen wahrscheinlich durch das Deponieren positiver Reize in Form von Drüsensekretionen der Vorderpfoten.

Bibliography

ARDEN, G. B., and TANSLEY, K. (1955): The spectral sensitivity of the pure-cone retina of the grey squirrel *(Sciurus carolinensis leucotis)*. Journal of Physiology **127**:592—602.

KOLOSVARY, C. A. (1934): A study of color vision in the mouse *(Mus musculus)* and the souslik *(Citellus citellus* L.). Journal of Genetic Psychology **44**:473—477.

LOCHER, CHARLOTTE J. S. (1933): Untersuchungen über den Farbensinn vom Eichhörnchen. Leiden, Brill, 56 p.

REIMOV, R. (1957): An experimental study of the color vision of the dwarf souslik *(Citellus pygmaeus* Pall.) in the field. Academy of Sciences, USSR, Proceedings, Biological Science Section **114**:585—587. May—June 1957. (Trans. by American Institute of Biological Sciences).

TINBERGEN, NIKO (1951): The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

WALLS, G. L. (1942): The vertebrate eye and its adaptive radiation. Bloomfield Hills, Cranbrook Press. 785 p. (Cranbrook Institute of Science Bulletin No. 19).

Authors address: Prof. JOHN H. WIRTZ, Portland State College, P. O. Box 751, Portland, Oregon-97207, USA

Observations on the internal Structure of the Aorta in East African Mammals, with particular Reference to the Klipspringer, Gerenuk and Hippopotamus

By SYLVIA K. SIKES

Eingang des Ms. 11. 5. 1967

Introduction

During a recent field survey of cardiovascular disease in free-living wild mammals and birds in East Africa[1] a technique was developed for the comparative estimation of lipoidal and calcific deposits in the arterial wall in mammals. As a result of the consistent use of this technique throughout the survey, some peculiarities of structure of the aortae of certain species were noted.

The most outstanding of these were found in the klipspringer *(Oreotragus oreotragus* Neumann), the gerenuk *(Litocranius walleri* Brooke), and the hippopotamus *(Hippopotamus amphibius* Heller). It is possible that these specialisations of structure may have a functional relationship to the habits of the species concerned.

Materials and Methods

1. Collection of specimens

Specimens of free-living wild mammals were selected and shot in East Africa by the author, with the specific purpose of examining the cardiovascular system. To ensure minimal damage to the circulatory system, they were usually killed by means

[1] Financed by the British Heart Foundation, and carried out under the auspices of the Zoological Society of London.

of a solid rifle bullet fired into the central nervous system, so that death was instantaneous. On-site autopsy was carried out immediately with the minimum disturbance of the carcass. A wide range of ecological reference data, tissue, and parasite samples was also collected from each animal in connection with the pathological side of the survey.

2. The need for a consistent technique

The survey included mammals which ranged in size from the mole-rat *(Cryptomys* sp.) to the elephant *(Loxodonta africana).* Existing techniques, as generally used in medicine and veterinary pathology, were not practicable in the case of very large mammals such as hippopotamus, rhinoceros, and elephant. Previously it was customary in the case of very large mammals merely to cut samples of the aortae of such species for pathological examination rather than the whole aortae. In this project, however, it was soon apparent that a consistent field and laboratory technique, in which the whole aorta of each species could be examined, would be more valuable if intra-aortic disease patterns were to be studied on a comparative basis. Moreover, systematic comparative studies of the normal internal structure of the arteries of free-living wild animals (as distinct from captive) did not appear to have been attempted previously.

A considerable body of data is available on the internal, especially the microscopic, anatomy of certain species of domestic, captive, and experimental animals (Gillman 1964; Bertelsen 1963; Buck 1963; French 1964), but most of this is related to arterial pathology, rather than the normal structure (Gillman 1964). Even in the case of man, published descriptions of the details of the normal supportive structures of the arterial wall have been surprisingly few. Even the terms suggested by the various authors to describe these structures were found to be inadequate in this survey for purposes of distinguishing the different types. For example, Conti (1953) called them "cushions of smooth muscle and elastic fibres", Stehbens (1960) described them as "intimal pads", and Finlayson (1965) as "supportive thickenings". Others however, have thought them to be pathological or traumatic (Sodeman 1961; Thurlbeck 1965).

It was therefore found necessary not only to use a standardised technique for the examination of the internal structure of the aortae on a comparative basis, but also to coin new terms for describing the different types of arterial supportive structures noted, namely: *"ostial collars", "ramps", and "ridges"; and "supportive bands" and "threads".*

anterior (cranial)

o r c d c r b

posterior (caudal)

Fig. 1a (left). Internal surface of aorta of hippopotamus. Portion I (anterior), dorsal quarter — *Fig. 1b (right).* As above, Portion II, dorsal quarter. — b = supportive band, c = ostial collar, d = depression of ostium, o = ostium, r = ostial ramp

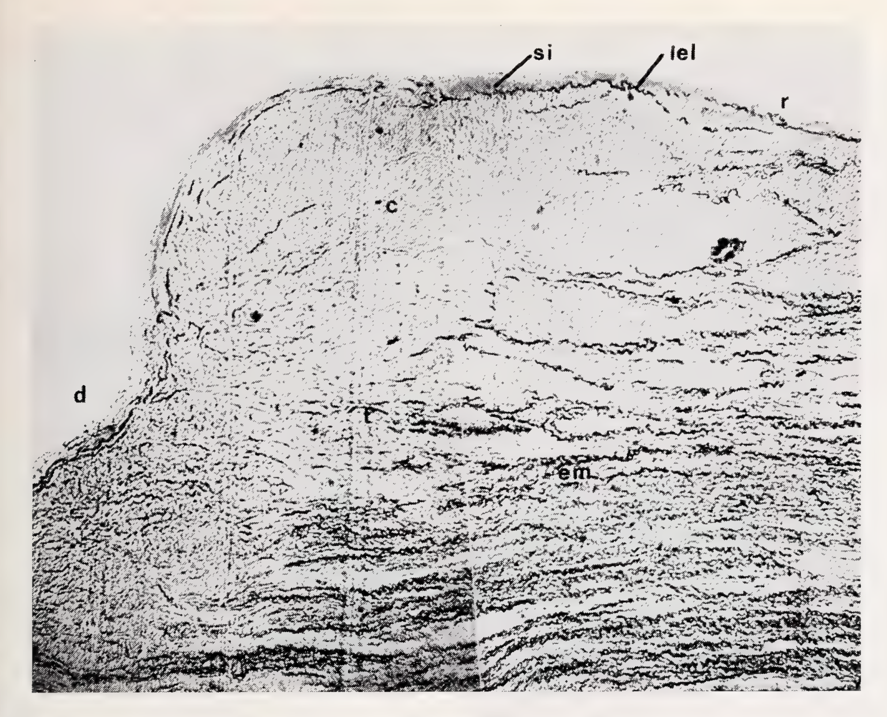


Fig. 1c. L. S. ostial collar of dorsal branch artery originating in Portion I of aorta of hippopotamus. Sudanophilic lipid deposits are located in the *tunica intima* overlying the collar. The elastic lamellae of the *tunica media* (heavily stained) terminate at the collar and are replaced by crescentically orientated smooth muscle cells and collagen fibres. The internal elastic lamella is also re-orientated at the collar into alignment with the underlying fibro-elastic crescent. — c = ostial collar, d = depression of ostium, em = elastic lamellae of *tunica media* (heavily stained), iel = internal elastic lamella, r = ostial ramp, si = sudanophilic lipid deposits in *tunica intima* of ostial collar, t = termination of elastic lamellae of *tunica media* at ostium

The *ostial collar* is the collar-like thickening containing abundant smooth-muscle cells and elastic fibres crescentically arranged distal to the ostial depression or funnel of smaller branch arteries. In the rim of these collars the *tunica intima* as well as the *tunica media* is usually slightly thicker than elsewhere. The "*ramp*" is a triangular extension of the collar, distal to it. Here, the smooth-muscle cells and elastic fibres are orientated in the longitudinal line of the aorta. Sudanophilic lipid deposits usually occur within the ostial depression and in the intima of the ramp (Fig. 1 [a] and [b]; 2 [a]).

"*Ostial ridges*" are the supportive ridges characteristically found in the crutch of an arterial bifurcation and, like the other supportive structures, are rich in elastic fibres and smooth-muscle cells (Fig. 2 [b]).

"*Supportive bands and threads*" consist of various supportive thickenings of the arterial wall either linking neighbouring ostia, or arranged in a fan-like or parallel pattern through the arterial intima and media in lines along which mechanical stresses operate on the arterial wall: for example, in Portion I (anterior) of the thoracic aorta where extreme changes in haemodynamic pressure may be set up, for instance, after prolonged or sudden exercise; or in the region of the origins of the coeliac, anterior mesenteric and renal arteries, where there may be active haemodynamic turbulence.

These supportive structures are usually readily detectable with the naked eye or a

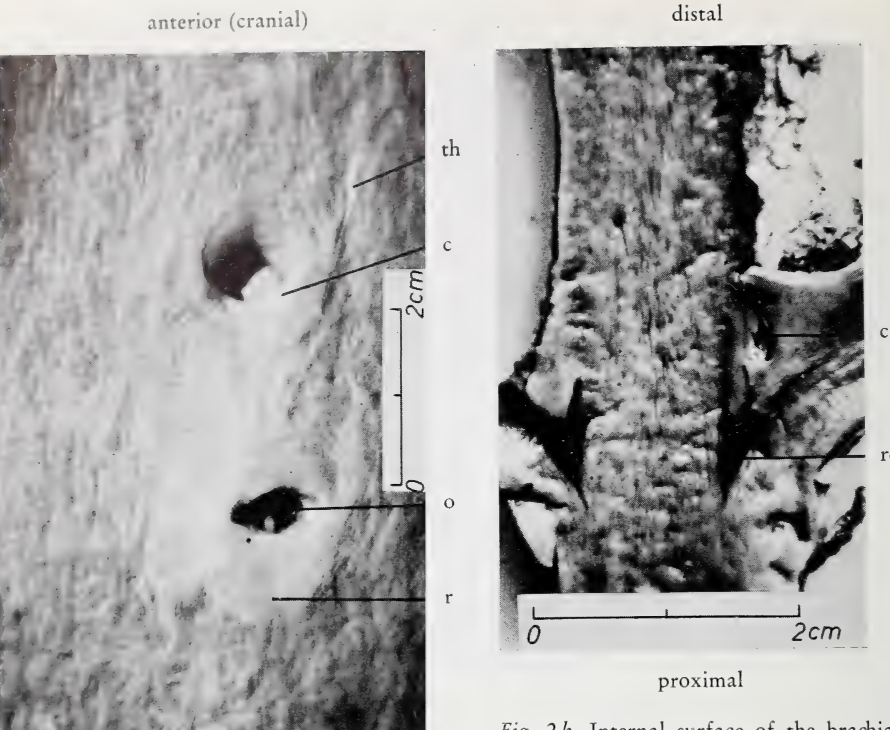


Fig. 2 a. Internal surface of Portion I (anterior), dorsal quarter, of aorta of an elderly bull elephant — c = ostial collar, o = ostium, r = ostial ramp, th = supportive thread

Fig. 2 b. Internal surface of the brachial artery of the same elephant, showing the supportive ridges; with fairly heavy intimal, sudanophilic lipid deposits overlying, and confined to, the area of the supportive ridges. There is no evidence of any pathological lesions in this artery. The ostial collar of a minor branch artery is indicated — c = ostial collar, rd = supportive ridge

hand lens as rather pale, somewhat raised structures in the larger mammals, but have apparently sometimes been confused in smaller mammals with the fatty lesions of atheroma. The distinction between fatty lesions and these normal structures can really only be made unequivocally by means of gross-staining tests and frozen-section microscopy.

3. Techniques used for the field treatment of the arteries of large and small mammals

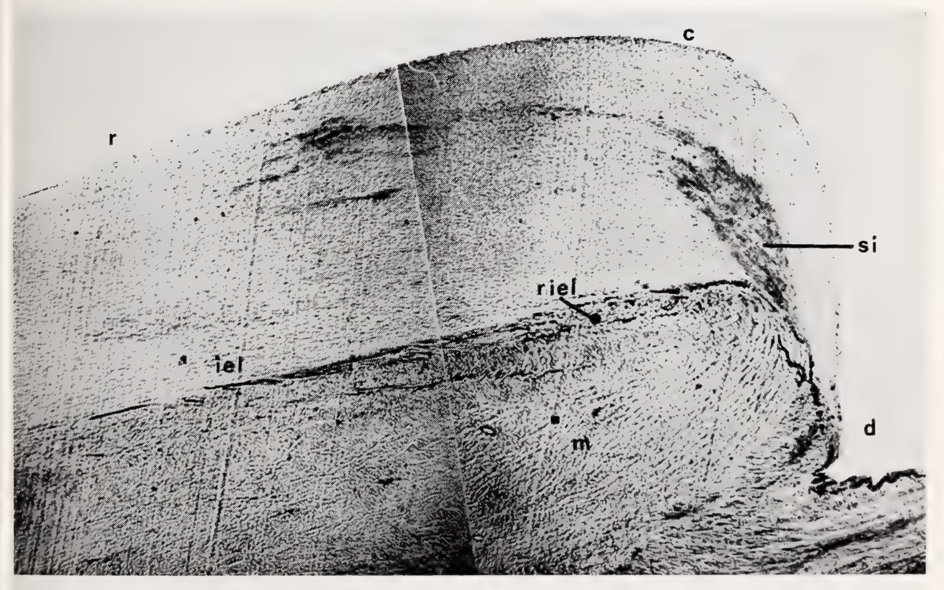
Immediately after death, and the taking of measurements, the carcass was rolled on to its right side (larger mammals) if possible, or on to the dorsum (smaller mammals). The body wall of the left side was removed and the internal organs pressed carefully down and away from the dorsal line with the hand, separating them from the aorta. This exposed almost the entire length of the aorta from the arch to the bifurcation. The aortic arch and thoracic aorta were freed *in situ* from any connective tissue. The length of the aorta was measured and its position and proportion noted.

The dorsal aorta was then severed from the aortic arch by a transverse incision running through the scar of the *ductus arteriosus*, carefully separated from any

remaining connective tissue, and removed from the carcass. Care was necessary to avoid stretching, twisting, or compressing the aorta lest the very delicate intima should be damaged.

The separated aorta was placed in a vessel containing water, and rinsed carefully, before tidying away fat and connective tissue adherent to the adventitia. The aorta was then laid on a dissecting board or dish and slit longitudinally with blunt-ended scissors along its mid-ventral line. It should be noted that the orientation of the aorta is described here relative to the body of the adult animal, not to its embryological or evolutionary origins. It was then laid on a stiff polythene board, or boards (3 mm thickness for larger animals – e. g. size-range gazelles or jackals to elephants; 1.5 mm thick for animal smaller than gazelles and jackals). A convenient size of board was 8 ins × 10 ins (20 cm × 20 cm), as these could later be stacked on edge in tanks of preservative.

If larger than the board, the aorta was apportioned by cutting it transversely into convenient lengths and mounting these in linear order on separate, numbered boards. The aorta (or its separate portions) was then opened out, – with the intimal surface uppermost, and stapled to the board with a long-arm stapler using stainless steel staples. Care was necessary to avoid touching or 'stroking' along the internal surface of the aorta with the fingers or any instrument, as this would damage the intima. The mounted aorta, (or the portions of the aorta) was then rinsed with clean water or saline before putting each mount into a perforated, protective polythene bag, and stacking the packages standing on edge in a tank of 10% formol-saline. Arteries, and samples of arteries, other than the aorta, were treated by exactly the same technique.



posterior (caudal) anterior (cranial)

Fig. 3a. L. S. of ostial collar and part of ramp distal to a dorsal ostium originating in Portion II of the aorta of an elephant. Both the media and the intima are thick in this locality, and contain abundant smooth muscle and collagen fibres. Small deposits of sudanophilic lipids occur in the intima of the collar, overlying the point of re-orientation of the internal elastic lamella. — c = ostial collar, d = depression of ostium, iel = internal elastic lamella, m = *tunica media,* r = ostial ramp, r.iel = point of re-orientation of internal elastic lamella, si = sudanophilic lipid deposits in *tunica intima* of ostial collar

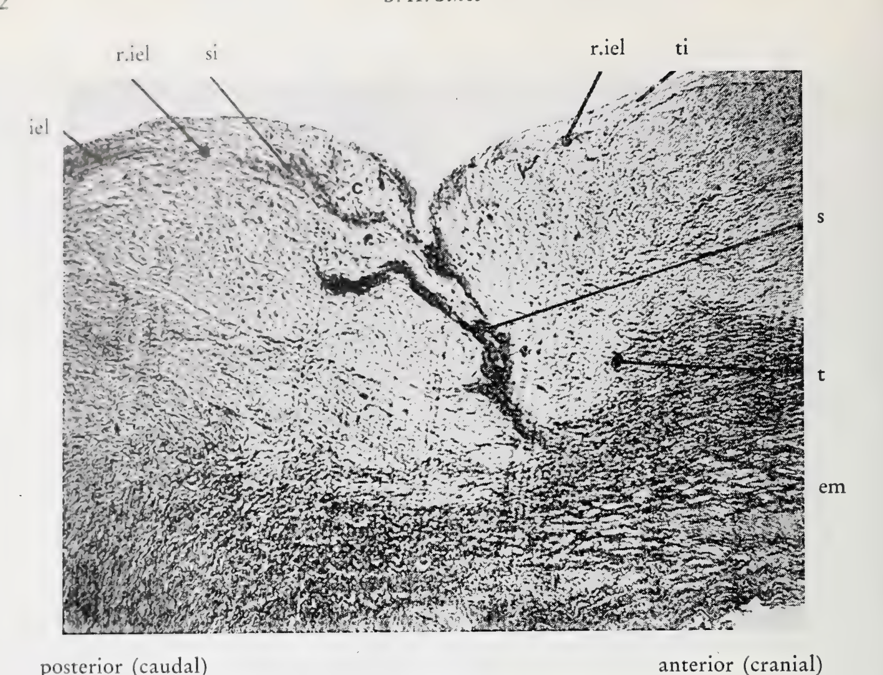


Fig. 3b. L. S. cut along the lateral rim of the ostium of the aorta of a hippopotamus, showing the deposition of sudanophilic lipid both in the intima of the ostial collar, and in the media of the ostial depression. Points of re-orientation of the internal elastic lamella are visible both anterior and posterior to the ostial depression; the thickened fibro-muscular collar, however, lying only posterior to it. — em = elastic lamellae of *tunica media,* iel = internal elastic lamella, r.iel = point of re-orientation of internal elastic lamella, s = sudaophilic lipids deep in ostium, si = sudanophilic lipid deposits in *tunica intima* of ostial collar, t = termination of elastic lamellae of *tunica media* at ostium, ti = *tunica intima*

4. Laboratory examination of the aortae

The preserved aortae were examined in the laboratory a. without further treatment; b. gross-stained with Sudan IV stain; c. by radiography; and d. by light microscopy using both stained frozen sections and stained paraffin sections.

a. Where the aortae had been mounted in separate portions, these were first reassembled in order. Accurate scale drawings were made of each aorta and the drawings apportioned for analysis. Taking the transverse line through the scar of the *ductus arteriosus* as the anterior base line, and the bifurcation as the posterior limit of the aorta, the length was divided into five equal portions. Each of these was then quartered longitudinally into four comparable portions, namely the dorsal, right lateral, ventral (actually represented by two pieces V_1 and V_2, because the longitudinal incision was made along the mid-ventral line of the aorta), and left lateral.

It was necessary to apportion the aorta in this way to allow for differential contraction of the aorta in length and width following removal from the carcass. In ideal field conditions, previous perfusion and fixing of the aorta *in situ* might be preferable, but would be disadvantageous for the subsequent examination of the intimal surface itself. If left *in situ* for more than about one hour in warm temperatures, decomposition of the intima occurs, so any possible advantage gained by loss of elasticity would be disadvantageous for the examination of the *tunica intima.*

It should be noted that it is not always possible to distinguish lesions in the intima from the normal supportive thickenings with the naked eye or a hand-lens. Further treatment is essential for the interpretation of these. Fig. 4 shows the apportionment of the scale drawing of the aorta of a Cape buffalo *(Syncerus caffer caffer* Sparrman).

b. Gross staining with Sudan IV was used according to HOLMAN's method (HOLMAN et al. 1958). Each complete mount, including the polythene board, was immersed in the staining solutions. Agitation of the mount was necessary at intervals to ensure even penetration by the stain. The presence of both normal and pathological deposits of sudanophilic lipids in the intima was clearly demonstrated by this method, but they were not distinguishable from each other. The stained areas were drawn accurately on the scale drawings (see [a], above) by means of a mechanical drawing instrument, and their distribution determined by means of area counts using a 5 mm grid.

To provide comparable figures for aortae of all sizes and age groups within each species, the ratio of the area of aorta wall containing lipid deposits to the area of the portion of aorta wall estimated was determined. An alternative method was the use of percentages. In the case of the African elephant, (on whose aortae more extensive studies were carried out: SIKES 1967) intra-aortic lipid distribution was also represented graphically by means of histograms.

c. Radiographic techniques were used to investigate intra-aortic calcium distribution. Each mounted aorta, or portion of aorta, was laid on top of a radio-opaque grid of 5 mm squares marked on a thin perspex sheet, and radiographed by means of a Watson Dental X-ray unit. Quantitative counts of the area of each portion of the aorta wall were made in the same way as for the lipid distribution, except that the need to make scale drawings was eliminated by the inclusion of the grid in the radiographs. Direct counts on the viewer could therefore be made.

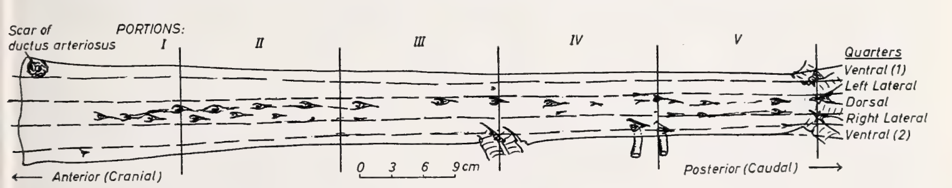


Fig. 4. Cape Buffalo. Internal surface of Aorta

d. Microscopic examination. For the detailed investigation of sudanophilic lipid distribution, thick frozen sections (5—8 μ) were cut, and stained with Sudan IV and haemalum. It was found that, while the Sudan IV gross-staining technique was adequate for the demonstration of intimal lipid deposits, frozen sections were essential if medial lipid deposits were also to be detected. Normal paraffin-section and staining techniques for histology were also used for the examination of sets of tissue slips cut from standardised positions in each aorta.

Internal Anatomy of the Aorta Distal to the *Ductus Arteriosus*

1. Arrangement of branch arteries and the aortic bifurcation

Figures 4 to 8 illustrate, by means of scale drawings, the arrangement of branch arteries und supportive thickenings in the aortae of nine species belonging to the orders Artiodactyla, Perissodictyla and Proboscidea. All are members of the East African fauna and were collected and treated in the field and laboratory by the techniques outlined above.

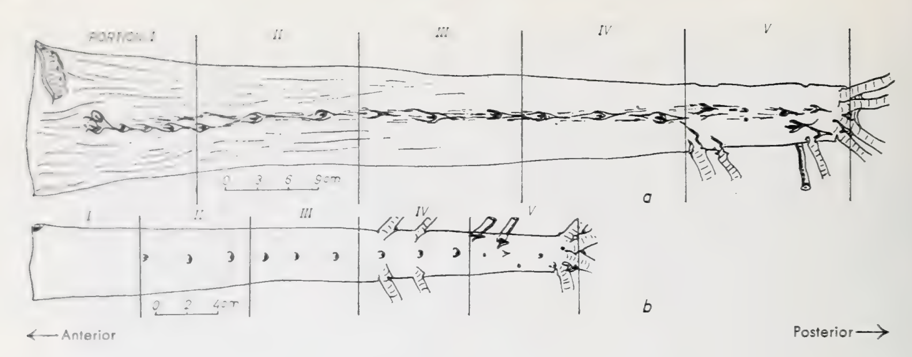


Fig. 5 a. Hippopotamus — *b.* Warthog

Although some degree of intra-specific individual variation exists in the arrangement of the ostia of the paired dorsal branch arteries, and in the position of origin of the unpaired visceral arteries (coeliac, anterior mesenteric, spermatic and ovarian; and the arteries originating at or near the bifurcation), a basic pattern characteristic of each species could be recognised.

In Fig. 7, the internal anatomy of the aorta of the African elephant is illustrated at various stages of growth by means of scale drawings. Individual congenital variants have been represented in drawings (b) — (e), while the commonest arrangement is illustrated in drawing (a). The variants illustrated include the case of a caudal artery originating at the bifurcation between the common iliac arteries (b); renal arteries with a common origin (c); the common origins of dorsal paired arteries in portion I (anterior) (d), and the coeliac and anterior mesenteric arteries with a common origin (e).

In spite of these intraspecific variations, however, the general proportions of the aorta were found to remain remarkably constant even at different ages. It was noticeable, however, that the ostial collars, ramps and ridges as well as the supportive bands and threads become increasingly prominent with increasing age. In very elderly animals the supportive threads may become so prominent that they give the intimal surface a "wrinkled" appearance. This, however, is to be distinguished from the honeycomb appearance typical of the disease of *medial sclerosis* in elephant (Sikes, in press [a]).

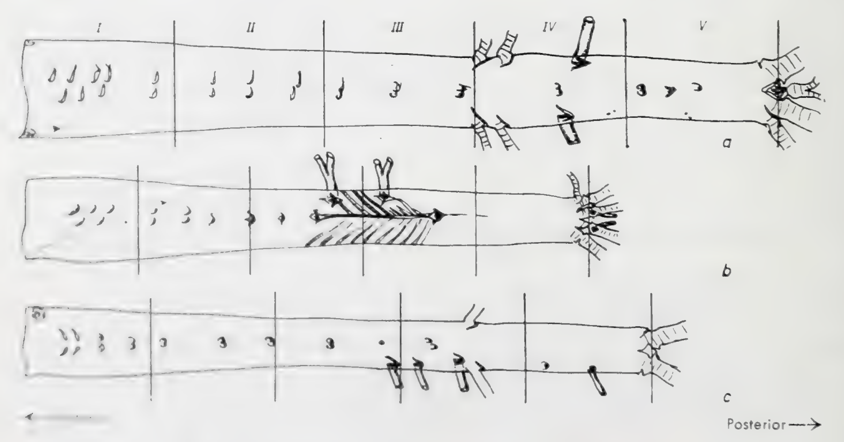


Fig. 6 a. Gerenuk — *b.* Klipspringer — *c.* Steinbok

The arrangement and proportions of the branches of the aorta of the African elephant *(Loxodonta africana)* were found to differ little from those of the aorta of the African Cape buffalo *(Syncerus caffer caffer)* (Fig. 4) and many of the larger antelopes of the non-arid African savannah. They differ radically, however, from the arrangement seen in the aorta of the hippopotamus *(Hippopotamus amphibius)* (Fig. 5), in which the origins of the coeliac, anterior mesenteric and renal arteries are all located in the posterior fifth of the aorta.

Although the hippo is taxonomically frequently included with the warthog *(Phacochoerus aethiopicus)* in the sub-order *Suiformes,* its aorta does not appear to resemble that of the warthog in the arrangement either of its branch arteries or of its supportive thickenings. Indeed, the reduced number of dorsal ostia and the tendency

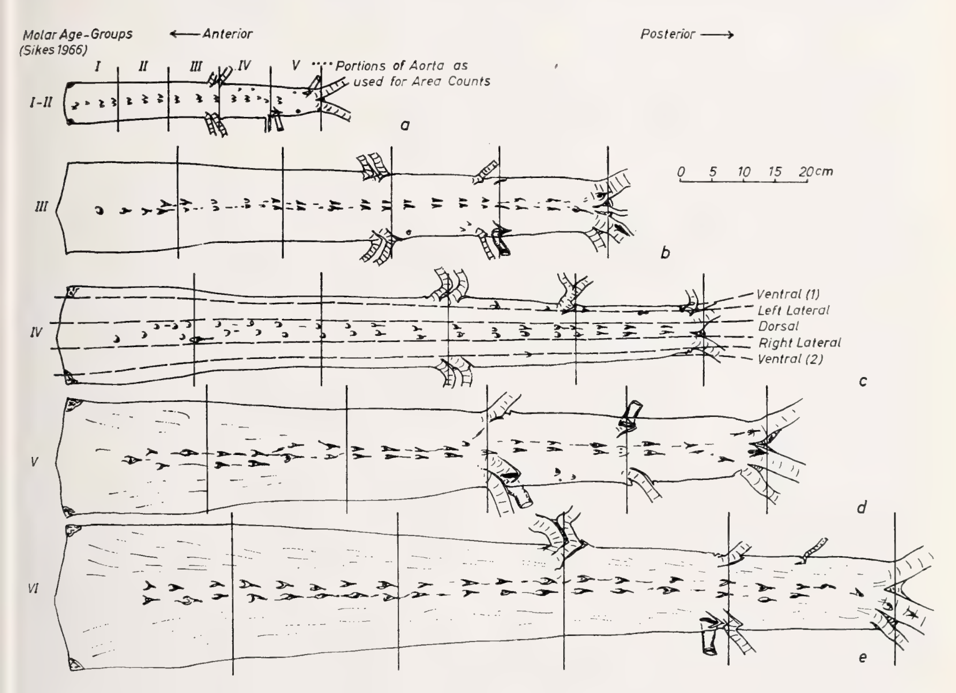


Fig. 7. African Elephant. Normal Aorta: at successive stages of growth (Internal surface). Some common minor variations in structure are shown.

for all paired dorsal arteries to share single ostia, differs from the arrangement in other East African ungulates examined by the author.

In the rhinoceros *(Diceros bicornis),* not only are the origins of the coeliac, anterior mesenteric, and renal arteries located further forward in the aorta, in portions III and IV, but they are also more evenly separated from each other (Fig. 8). In this species, the arrangement at the bifurcation is exceedingly complex and apparently very variable. Moreover, the internal surface of the rhinoceros aorta even in younger animals is characterised by its very prominent pattern of supportive threads and bands, the ostia of the paired dorsal arteries being set in an elaborate and characteristic arrangement of ostial collars and ramps.

In contrast to the rhinoceros, the aorta of the zebra *(Equus burchelli)* – the only other perissodactyl examined here (Fig. 8) – even in the case of elderly stallions, was found rarely to have a prominent aortic pattern of supportive thickenings, the ostia

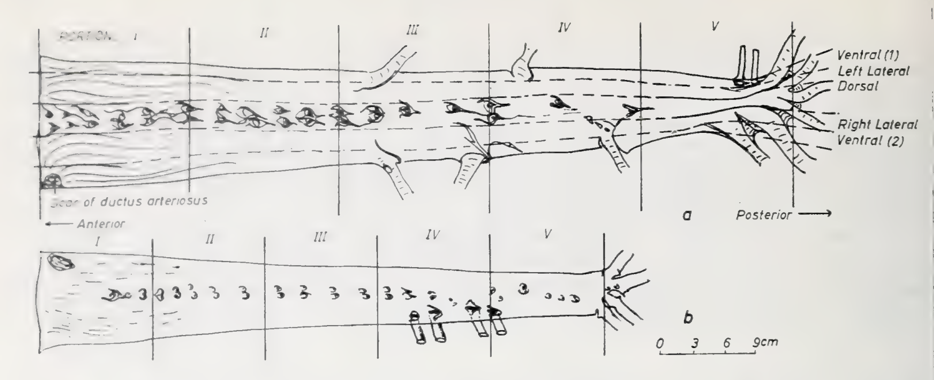


Fig. 8. Above: Rhinoceros. Aorta, internal surface (Young adult animal), *Below:* Zebra

of the paired dorsal arteries being generally somewhat rounded, and lacking either distinctive ostial ramps or a dorsal supportive band.

The most striking features of the internal anatomy of aortae of the East African mammals examined were those found in four species, which either stand naturally with the dorsum sloping downward towards the quarters, or which tend to assume a vertical position for long periods when feeding. The giraffe *(Giraffa camelopardalis)*, gerenuk *(Litocranius walleri)*, klipspringer *(Oreotragus oreotragus)* and the steinbok *(Raphicerus campestris)*, all showed a distinctive, and characteristic, cup-shaped structure of the ostial collars of the dorsal branch arteries. The ostial collars in these species tended to be greater in width than length, where "length" refers to the direction of the longitudinal axis of the aorta. There was also a tendency for the anterior ostial collars to be slanted diagonally across the longitudinal axis of the aorta; this was most pronounced in the klipspringer (Fig. 6).

The most remarkable of the aortae of these four artiodactyls was that of the klipspringer. A regular, and very clearly defined, arrangement of parallel fibrous ridges passes digonally from a dorsal, longitudinal ridge to the left and anteriorly, around the lumen of the aorta, across the ventral line, to become reduced in prominence and disappear just before reaching the dorsal line again. The whole structure may act as a valve and serve to create an anticlockwise vortex in the region of the main aortic visceral branches. The apparatus lies in the portion of the aorta containing the common origins of the coeliac and anterior mesenteric and the two renal arteries.

Other striking deviations from the usual anatomy of the aortae of savannah antelope and gazelle are the absence of ostia of branch arteries in the abdominal aorta between the renal arteries and the bifurcation, and the extreme prominence of the supportive ridges at the bifurcation.

The peculiar anatomy of this aorta may have a functional explanation in terms of the specialised habits of the klipspringer. It is a chamois-like rock dweller (Frechkop 1955), frequently reported at altitudes of up to 9,000 ft. in East Africa, and occurring throughout the mountainous regions and rocky outcrops of Africa south of the Sahara, although nowadays apparently it is nowhere common. It makes vast leaps from rock to rock and frequently adopts a vertical posture when feeding. Frechkop (1955) wrote: "It can clearly be distinguished from all other antelopes by the way it stands only on the anterior rim of its hooves, and by the entirely different character of its pelage, and must therefore at present be regarded as belonging to a distinct sub-family, the Oreotraginae Pocock, 1910." Grassé, in his "Traité de Zoologie" (1955) provisionally assigned it to this sub-family.

No reference to the aortic valve-like anatomy described above could be located

in the literature. The habits of the klipspringer were described by LYDDEKER (1926). COUTURIER (1938) described the heart and blood composition of the chamois, but made no reference to aortic structure. It is thus only possible at this stage to suggest that this apparatus may function as a blood-control mechanism, whereby, during undisturbed periods of browsing and/or rest, more blood is passed to the viscera and less to the hind limbs; then, when fear and the sudden demands for the physical activity of rapid escape over the rocks occur, the aorta is dilated (or perhaps the valve ridges relaxed), allowing the main volume of blood in the aorta to pass uninterrupted to the posterior vessels at the bifurcation, and thence to the hind limbs. If this hypothesis is correct, and the mechanism in the chamois is similar, it may in part explain the extraordinary range of fluctuation of heartbeat rate COUTURIER (1938) found in that species: namely from 80—200 beats per minute.

Much more detailed study of the flow of blood within the aorta and of the distribution of nerves to this aortic valve-like apparatus would be necessary to confirm this hypothesis. Nevertheless, it is certainly to be supposed that such a peculiar and specialised anatomical arrangement within the aorta has a functional relationship to the specialised habitat and mode of life of the species.

As a result of the comparative approach to the study of the internal anatomy of the aortae of mammalian species examined by the technique described above, it was apparent that the supportive structures and the general arrangement of branch arteries were not constant among species belonging to taxonomically related groups, but seemed rather to bear a relationship to the habits of the species.

Thus, the aortae of level-backed ungulates and sub-ungulates, as well as carnivores, living in non-arid savannah were seen to be generally similar. The rupicolous and sloping-backed species examined were found to have cusp-like ostial collars on the distal side of the origins of branch arteries, and prominent reinforcing ridges at the bifurcation. In addition, arid-, and semi-arid, adapted animals, such as the gerenuk (SCHOMBER 1966), showed a tendency to have a reduction in the number of branches originating directly in the aorta. The warthog, which tends to assume a forward-sloping stance when kneeling to rootle, was found to have a reduction in the number of branches originating directly in the thoracic aorta. In contrast, the steinbok, gerenuk and klipspringer, which tend to adopt a vertical stance when feeding, were found to have a reduction in the number of branches originating directly in the abdominal aorta.

The hippopotamus, in which the haemodynamics may be supposed to be specifically adapted to the amphibious habit (GRATIOLET 1860; SCHOLANDER 1965) was found to have an arrangement of the aortic supportive structures more complex than was seen in any of the other 42 species of East African terrestrial mammals whose aortae were examined by the author. In the hippopotamus, the structure of each ostium differs recognisably from that of elephant and buffalo (Fig. 1 and 5) and the fibro-elastic collars and reinforcement ramps are very pronounced. In older animals, they unite in the dorsal line to form a characteristic, longitudinal band of raised and sometimes roughened tissues. A great deal of variation in number and arrangement of the ostia was noticed, and, in both the thoracic and abdominal portions, these may be either distinctly paired or apparently single. Close examination of the fibrous collars of the single ostia, however, suggested an early (perhaps intra-uterine) fusion of the pair to form a common orifice (Fig. 5).

Other features, which seem to be characteristic of the normal hippo aorta, included: I. the unusually large proportion of smooth muscle in the *tunica media* throughout the aorta; II. the organisation of this to form numerous, thin, longitudinal fibromuscular bands and threads, lying in the thoracic aorta just below the internal elastic lamella, and fanning from a focus in the dorsal aspect of the aortic arch, at the level of the *ductus arteriosus* in a general posterior direction.

These were particularly clearly defined in the thoracic aorta of the full-term foetus and in all other specimens give the intimal surface a distinctive longitudinal pattern. In the two oldest specimens, this patterning was also wavy and rough and recalled (although not so advanced) the condition seen in an elderly male elephant (Fig. 2, Sikes, in press [a]). In the abdominal portion of the aorta of these elderly hippos, the pattern appeared to be predominantly transverse in direction, fanning from the origins of the larger branch arteries and bifurcation.

This characteristic arrangement of unusually elaborate and prominent fibro-muscular collars, ramps, ridges, bands and threads associated with all branch-artery ostia, and in particular those of the dorsal line, would seem to suggest a particular adaptation to the natural habits and environment of the hippopotamus. Perhaps the ostial 'collars' are able to exert some control over the size of the ostium. It would seem also that the hippo aorta is not only exceptionally elastic, but also contains an unusually high proportion of smooth muscle, suggesting that perhaps the aorta itself is developed to an unusual extent as a self-adjusting blood-pressure control mechanism adapted to periods of prolonged or deep submersion under water. Little is as yet known about the physiology of the circulatory system of the hippo during the periods of submersion, which are said to average anything from 20 seconds to 4—5 minutes, but may well be longer (Frechkop, 1955). Verheyen (1954) described a supposed controlling muscular sphincter in the vena cava at the level of the diaphragm in hippo, analogous to that in the seal.

One gains the impression that the normal hippo aorta possesses several specialised adaptations to its amphibious habit which would reward further study. Some of the features described by previous workers as degenerative changes (Thurlbeck, 1965) would appear, when examined in comparison with the normal arterial supportive structures seen in other large mammals, such as elephant and buffalo, also to be normal structures, exhibiting, however, an exceptional degree of prominence associated with their adaptive specialisation.

2. Functional anatomy of the ostia and supportive structures

It has frequently bee assumed in the past in human veterinary pathology that the presence of lipid deposits in the *tunica intima* of the elastic and muscular arteries denoted an abnormality. Diffuse lipid deposits, described as 'fatty streaks', and the more complicated deposits known as 'atheromatous buttons' and 'plaques' have been regarded as early stages in the pathogenesis of atherosclerosis, which in man is frequently associated with thrombosis, and, where it affects the coronary arteries, with terminal cardiac failure (McGill & Geer, 1963). The histopathology of such lesions has been very fully described in the literature of medicine and comparative medicine (Branwood, 1963; Sandler & Bourne, 1963; Roberts & Straus, 1965). Frequent comment, however, on the occurrence of lipid deposits in the *tunica intima* of the arteries of infants and young children has also been made (McGill & Geer, 1963; Gonzalez, 1963) and a very detailed study of their chemical character in all age groups in man by Smith et al. (1967). Recent research in comparative medicine suggests that some of these lipid accumulations may represent periodic events in a normal physiological process (Thorp, 1963; Boyd, 1963; Likar et al. 1965). In the present survey, small intimal lipid deposits were detected in certain locations in the arteries in almost every mammalian specimen examined. The few exceptions included very small mammals, where there was a possibility that the gross-staining technique was insufficiently sensitive to detect the minute quantities of lipid present. They also included a few larger specimens, in which some delay had occurred, and decomposition had set in, before the aorta and samples of other arteries could be dissected from the carcass.

The normality of such deposits was investigated quantitatively in elephants to see if arterial lipid deposition was in any way habitat-related. It was found that the presence of small, uncomplicated arterial lipid deposits occurred universally in elephant in all habitats including that treated as the 'natural' type, or norm, namely unrestricted montane indigenous forest and alpine moorland (Sikes, in press, [a] and [b]). In all cases of this type the lipid deposits were confined to the areas of the arterial *tunica intima* overlying the supportive collars, ramps, ridges, bands and threads, and could not be located elsewhere.

In calves and lactating and/or pregnant cows, these uncomplicated arterial lipid deposits were greater in quantity than in other mature healthy elephants, suggesting a direct relationship to changes in lipid metabolism associated with milk production and milk consumption. No arterial lipid deposits were found in a full-term elephant foetus.

In elephants living in overcrowded conditions in the "stressed" ecosystems of "degenerate", or ecologically "disturbed" habitats, heavy deposits of arterial lipid were found in some older animals of both sexes (Sikes, in press [b]). These heavy deposits were associated with fibrous hyperplasia of the intima, disruption of the internal elastic lamina, hyaline degeneration of the *tunica intima*, and some metaplastic changes including, in very advanced cases, calcification of the intima. These changes in the intima resembled lesions characteristic of atheroma in man, and similarly were apparently irreversible and pathological (French, 1964; Ogilvie, 1962).

Reviewing the situation in the other free-living wild species of mammals collected and examined in their natural habitat-range, it seemed most probable that the presence of small, uncomplicated intimal lipid deposits associated with the arterial supportive structures is a normal, reversible physiological occurrence. Spontaneous reversibility of the lipid component in certain types of human plaque, generally referred to as atheromata up to the present, was described by Katz & Pick (1963), and the known reversibility of fatty streaking in infants and young people, rabbits and chicks discussed, but the authors did not indicate whether these might really be regarded as part of a normal physiological process. If this is the case, it seems probable that these localised reversible lipid deposits may be functionally important to the supportive structures. (Smith et al. 1967).

If, as suggested by the elaborate anatomical specialisation of these structures in the klipspringer and the hippopotamus, for example, they function as a mechanism controlling blood flow into the ostia of the smaller branch arteries from the aorta and larger muscular arteries, the accumulation of lipid may in some way reflect the intracellular energy turn-over. Alternatively, if the filtration theory (French, 1964; Osborn, 1963; Gofman & Young, 1963) of aortic lipid deposition is correct, then the accumulation of lipid at these points may be incidental to the fact that the supportive structures apparently provide compensatory tension at points of maximum arterial trauma (Texon, 1963). Such traumatic forces may be due to direct haemodynamic pressures (Gauer & Thron, 1965) or to indirect physical pressure due to movements of neighbouring organs: e. g. of the cardiac muscle during systole and diastole in the case of coronary arteries (Osborn, 1963; Finlayson, 1965).

The detailed structure of the arterial supportive thickenings in the hippopotamus and the elephant is illustrated in Fig. 1—3.

In very elderly buffalo and elephant, the dorsal crescentic fibrous band (apparently a compensatory arrangement for tensions set up at the bifurcation, where the intra-arterial blood-pressure is stepped up as the blood enters the common iliac arteries and subsequent branches with reduced diameters) was found to accumulate calcific deposits in the *tunica media*. The onset and character of calcific deposition in this region may be directly associated with the ageing process, for where it occurred, it appeared to be

unrelated to the general pattern of the pathogenesis of *medial sclerosis* (characterised by the progressive deposition of calcific deposits in the arterial *tunica media*) found in elephant in a degenerate habitat. In one declining and very elderly elephant, and one elderly buffalo, the calcific deposits in this crescentic band had formed a curved rod of organised bone.

Summary

During a field survey of cardiovascular disease in free-living wild animals in East Africa, a consistent technique was used for the study of both the normal internal anatomy and also diseases of the aorta and other arteries. As a result of the use of this technique it was possible to make a comparative study of the normal internal anatomy of the aorta of 43 species of mammals. Some peculiarities of anatomy of the arterial supportive structures of the klipspringer, gerenuk and hippopotamus were noticed, suggesting a functional specialisation suited to the circulatory requirements of these species in relation to their natural habits. Further specialisation was also noted in the arrangement of the branch arteries of the aorta.

As a result of these observations, described in this paper, it is suggested that the supportive structures found in the arterial walls of mammals, associated with the ostia of branches and bifurcations, function not only as passive supportive structures, withstanding and compensating high haemodynamic pressures operating at these points, but also actually controlling the amount of blood entering the branch arteries at any given time. The almost universal occurrence in mammals of intimal deposits of sudanophilic lipid at these points, unaccompanied by pathological reactions of the neighbouring tissues, is thought to represent a normal, physiological process. In the klipspringer (rupicolous) and the hippopotamus (amphibious), some of these supportive structures are anatomically so complex that it is difficult to regard them merely as some kind of vestigeal apparatur or as passive structural elaborations.

Zusammenfassung

Während eines Feld-Projektes, das sich mit der Erforschung von Kreislauf-Krankheiten in freilebenden, wilden Tieren in Ost-Afrika befaßte, wurde eine Standard-Technik ausgearbeitet, um sowohl die normale interne Anatomie der Aorta und der Hauptarterien, sowie auch deren Erkrankungen, zu untersuchen. Die konsequente Anwendung dieser Technik ergab die Möglichkeit einer vergleichsweisen Untersuchung der normalen internen Anatomie der Hauptschlagader in 43 Spezies von Säugetieren. Während dieser Untersuchung wurden einige anatomische Spezialisierungen in bezug auf die arterielle interne Verstärkungs-Struktur bei Klippspringer, Gerenuk (Giraffengazelle) und Flußpferd beobachtet. Diese lassen eine spezielle Funktion vermuten, die den besonderen Anforderungen des Kreislaufs dieser Tiere, bedingt durch ihre natürliche Lebensweise, angepaßt sein dürfte. Eine weitere Spezialisierung in der Anordnung der Zweig-Arterien wurde ebenfalls beobachtet.

Infolge der hier beschriebenen Untersuchungen wird vorgeschlagen, daß man die Verstärkungs-Strukturen in der Innenwand der Arterien von Säugetieren, die im engsten Zusammenhang mit den Ostien der Zweigarterien sowie mit den Gabelungen der Aorta stehen, nicht nur als passive Verstärkungs-Strukturen ansehen sollte, die dem besonderen haemodynamischen Druck an diesen Punkten Widerstand und Ausgleich leisten müssen, sondern daß diese Verstärkungs-Strukturen positiv den Zufluß des Blutes zu den Zweigarterien zu jeder gegebenen Zeit regulieren können. Das fast universelle Vorkommen von sudanophilen Fett-Ablagerungen in der *Tunika interna* der Aorta von Säugetieren an diesen Punkten, das nicht von pathologischen Reaktionen des umgebenden Gewebes begleitet ist, wird dementsprechend als ein normaler physiologischer Prozeß angesehen.

Bei Klippspringer *(rupicolous)* und Nilpferd *(amphibious)* sind diese Strukturen anatomisch so komplex, daß es schwer fällt, sie nur als eine Art Überbleibsel oder als passive strukturelle Elaborationen anzusehen.

Acknowledgements

The field project on the ecology of cardiovascular disease, during which the observations described here were made, was financed by the British Heart Foundation and carried out under the direction of Mr. R. N. T-W- Fiennes, Pathologist, Zoological Society of London. This help is gratefully acknowledged. The co-operation of the Game and Parks Departments of Kenya and Uganda in permitting the collection of data and material, and of the Dept. of Zoology, Royal Holloway College University of London, where the laboratory examination of the material was completed, is also greatly appreciated.

References

BERTELSEN, S. (1963): The role of ground substance, collagen and elastic fibers in the genesis of atherosclerosis. In: Atherosclerosis and its Origin. (Eds.: M. SANDLER & G. H. BOURNE). New York: Academic Press.

BOYD, G. S. (1963): The thyroid, iodothyronins and atherosclerosis. J. Atheroscler. Res. 1 : 26.

BRANWOOD, A. W. (1963): Modern Concepts of the Pathogenesis of Coronary Atherosclerosis. Edinburgh: Livingstone.

BUCK, R. C. (1963): Histogenesis and morphology of arterial tissue. p. 1—38. In: Atherosclerosis and its Origin. (Eds.: M. SANDLER & G. H. BOURNE). New York: Academic Press.

CONTI, VON G. (1953): Über das Vorkommen von Sperrvorrichtungen in Arterien mit spezieller Berücksichtigung der „gestielten Polster". Acta Anat. **18**: 234—255.

COUTURIER, M. A. J. (1938): Le Chamois, *Rupicapra rupicapra*. Grenoble.

FINLAYSON, R. (1965): Spontaneous arterial disease in exotic animals. J. Zool. Lond. **147**: 239—343.

FRECHKOP, S. (1955): Super-ordre des Ongulées. In Traité de Zoologie. (Ed.: P. P. GRASSÉ). **17.** Paris: Masson et Cie.

FRENCH, J. E. (1964): Atherosclerosis. In: General Pathology, 418—446. (Ed.: H. FLOREY). London: Lloyd-Luke.

GAUER, O. H., and THRON, H. L. (1965): Ch. 67. In: Handbook of Physiology. Sect. 2: Circulation. (Eds.: D. B. DILL, E. F. ADOLPH & C. G. WILBER). Washington: Am. Physiol. Soc.

GILLMAN, T. (1964): A plea for arterial biology as a basis for understanding arterial disease. 2—23. In: Biological Aspects of Occlusive Vascular Disease. (Eds.: D. G.: CHALMERS & G. A. GRESHAM). London: Camb. Univ. Press.

GOFMAN, J. W., and YOUNG, W. (1963): The filtration concept of atherosclerosis and serum lipids in the diagnosis of atherosclerosis. In: Atherosclerosis and its Origin. (Eds.: M. SANDLER & G. H. BOURNE), 197—229. New York: Academic Press.

GONZALEZ, I. E. (1963): Enzyme defects in the diseased arterial wall. p. 151—163. In: Evolution of the Atherosclerotic Plaque. (Ed.: R. J. JONES). Chicago: Univ. Press.

GRASSÉ, P. P. (1955): (Ed.) Traité de Zoologie **17**: p. 645.

GRATIOLET, M. P. (1860): Recherches sur le système vasculaire sanguin de l'Hippototame. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris **51**: 524—528.

HOLMAN, R. L., McGILL, H. C., STRONG, J. P., and GEER, J. C. (1958): Natural history of atherosclerosis. Am. J. Path. **34**: 209.

KATZ, L. N., and PICK, R. (1963): Reversibility of the atherosclerotic lesion. In: Evolution of the Atherosclerotic Plaque. (Ed.: R. J. JONES). Chicago: Univ. Press.

LIKAR, L. J., LIKAR, I. N., and ROBINSON, R. W. (1965): Levels of acid mucopolysaccharides of the bovine aorta at different stages of the sexual cycle. J. Atheroscler. Res. **5**: 388—396.

LYDDEKER, R. (1926): The Game Animals of Africa. London: Roland Ward, pp. 154—157.

McGILL, H. C., and GEER, J. C. (1963): The human lesion, fine structure. In: Evolution of the Atherosclerotic Plaque. (Ed.: R. J. JONES) Chicago: Univ. Press.

OGILVIE, R. F. (1962): Histopathology. Edinburgh: Livingstone.

OSBORN, G. R. (1963): The Incubation Period of Coronary Thrombosis. London: Butterworth.

ROBERTS, J. C., and STRAUS, R. (Eds.) (1964): Comparative Atherosclerosis. New York: Harper & Row.

SANDLER, M., and BOURNE, G. H. (Eds.) (1963): Atherosclerosis and its Origin. New York and London: Academic Press.

SCHOLANDER, P. F. (1965): Animals in aquatic environment. Sect. 4. In: Handbook of Physiology. (Eds.: D. B. DILL, E. F. ADOLPH & C. G. WILBER) Washington: Am. Physiol. Soc.

SCHOMBER, H. W. (1966): Die Giraffen- und Lamagazelle. No. 358, Neue Brehm-Bücherei. Ziemsen Verl. Wittenberg.

SCLATER, P. L., and THOMAS, O. (1894—1900): The Book of Antelopes, **2**.

SIKES, S. K. (1966): The African elephant, *Loxodonta africana:* a field method for the estimation of age. J. Zool. Lond. **150**: 279—295.

— (in press [a]): Observations on the ecology of arterial disease in the African elephant *(Loxodonta africana)* in Kenya and Uganda. (Zool. Soc. Lond. Symposium Nr. **21**; Ed.: M. A. CRAWFORD). London: Academic Press.

— (in press [b]): The disturbed habitat and its effect on the health of animal populations, with especial reference to elephants. Proc. Roy. Soc. Med., (Sect. Comp. Med. Symp. "Controlling Mechanisms in Natural Populations in Relation to Human and Animal Medicine".)

— (1967): A survey of Cardiovascular disease in free-living wild mammals and birds with particular reference to the African elephant, *Loxodonta africana*. Thesis. London.

SMITH, E. B., EVANS, P. H., and DOWNHAM, M. D. (1967): Lipid in the aortic intima: the correlation of morphological and chemical characteristics. J. Atheroscler. Res. **7**: 171—186.

SODEMAN, W. A. (Ed.) (1961): Pathologic Physiology, Mechanisms of Disease. Philadelphia: Saunders.
STEHBENS, W. E. (1960): Focal intimal proliferation in the cerebral arteries. Am. J. Path. **36:** 289—295.
TEXON, M. (1963): The role of vascular dynamics in the development of atherosclerosis, 167—159. In Atherosclerosis and its Origin. (Eds.: M. SANDLER & G. H. BOURNE). New York: Academic Press.
THORP, J. M. (1963): Effects of seasonal variation on lipid metabolism in animal and man, 169. In: The Control of Lipid Metabolism. (Ed.: J. K. GRANT). London: Academic Press.
THURLBECK, W. M. (1965): Arteriosclerosis in hippopotami. In: Comparative Atherosclerosis. (Eds.: J. C. ROBERTS & R. STRAUS). New York: Harper & Row.
VERHEYEN, R. (1954): Monographie éthologique de l'hippopotame (*Hippopotamus amphibius* Linné). Bruxelles: Inst. Parcs Nat. Congo Belge.

Author's address: Dr. SYLVIA K. SIKES, Royal Holloway College, University of London, England
Present address: Canadian Wildlife Service, Edmonton, Alberta, Canada)

Notiz über einen Bastard zwischen *Arctocephalus pusillus* (Schreber, 1776) und *Zalophus californianus* (Lesson, 1828)

Von HARALD SCHLIEMANN

Eingang des Ms. 19. 6. 1967

Im Tierpark Hagenbeck wurde am 8. Juni 1966 von einem *Zalophus californianus* ♀ ein weibliches Jungtier[1] geworfen, als dessen väterlicher Elter nur ein *Arctocephalus pusillus* ♂ in Betracht kommt. Die Geburt erfolgte am Tage vor den Augen des Publikums. Der unmittelbar nach der Geburt herbeigerufene Wärter gab an, das Tier sei sofort tot gewesen.

In der Literatur (JENNISON, 1914; LÖNNBERG, 1929; GRAY, 1954 u. a.) finden sich Angaben über vier Pinnipedier-Bastarde, die — wie meistens in solchen Fällen — in Zoologischen Gärten zur Beobachtung gelangten. JENNISON berichtet von drei Tieren, die ebenfalls von einem Seebären(♂)-Seelöwen(♀)-Paar stammten und in den Jahren 1911, 1912 und 1913 in Belle Vue Gardens in Manchester geboren wurden. Während der erste Bastard tot aufgefunden wurde und der zweite nur einen Tag lang lebte, konnte der dritte erfolgreich aufgezogen werden. Er lebte noch zum Zeitpunkt von JENNISONS Berichterstattung, d. h. ein Dreivierteljahr nach seiner Geburt. Von den beiden ersten Tieren sind keine näheren Einzelheiten bekannt, von dem dritten, einem Männchen, werden Entwicklung und einige seiner Gewohnheiten geschildert. Dieser Bastard soll im Aussehen seinem *Arctocephalus*-Vater sehr geähnelt haben. Über das weitere Schicksal dieses Tieres ist leider nichts bekannt. LÖNNBERG beschreibt unter Beifügung von Abbildungen einen Mischling zwischen *Halichoerus grypus* ♂ und *Phoca hispida* ♀, der 1929 im Stockholmer Zoo offensichtlich bald nach seiner Geburt tot aufgefunden wurde. Das Studium des Schädels zeigte, daß dieser Bastard trotz Übereinstimmung mit der Kegelrobbe im wesentlichen dem mütterlichen Tier glich.

Verpaarungen von Individuen, die verschiedenen Säugerarten oder -gattungen angehören, sind aus Zoologischen Gärten in größerer Zahl beschrieben worden (GRAY, 1954). Angehörige verschiedener Arten üben unter natürlichen Bedingungen normaler-

[1] Den Herren HAGENBECK sei für die Überlassung des Tieres an dieser Stelle herzlich gedankt.

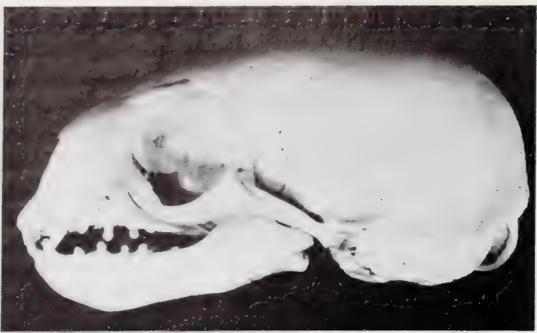
weise keine sexuelle Attraktion aufeinander aus. In der Zoohaltung dagegen kann infolge des Fehlens des natürlichen Geschlechtspartners die sexuelle Isolation zwischen zwei Arten durchbrochen werden. Häufig auch werden allopatrisch lebende Formen in den Zoologischen Gärten miteinander gehalten. Für das Zustandekommen einer Paarung zwischen Individuen verschiedener Arten müssen verhaltensbedingte Barrieren überwunden werden, es müssen aber auch die morphologischen Gegebenheiten der für die Kopulation wichtigen Organe der Partner eine solche Paarung ermöglichen. Wenn dann außerdem noch eine Gametenkonjugation erfolgt, kann es zur Entwicklung eines neuen Organismus kommen, der aber sehr häufig eine geminderte Vitalität besitzt oder Fertilitätsstörungen zeigt, beides Folgen der Disharmonien zwischen den Genomen väterlicher und mütterlicher Herkunft. Es soll hinzugefügt werden, daß aus dem Ausmaß der entwicklungsphysiologischen Störungen, die auf jedem Stadium der Entwicklung des Bastardorganismus — von der Zygote bis zur Keimzellenbildung — auftreten können, nicht unbedingt auf den Grad der Verwandtschaft der miteinander verbastardierten Arten geschlossen werden darf (Rieger und Michaelis, 1958). Andererseits erscheint eine mehr oder weniger erfolgreiche Bastardierung zwischen relativ eng miteinander verwandten Formen wahrscheinlicher als eine solche zwischen einander fernerstehenden Arten. In diesem Sinne deutet Scheffer (1958) die Existenz der von Jennison erwähnten Bastarde als eine Bestätigung der engen Verwandtschaft der beiden Gattungen *Zalophus* und *Arctocephalus*.

Zur Charakterisierung des hier vorgelegten Tieres sind in der nachfolgenden Tabelle einige wenige Maße aufgeführt. Bezüglich der Gestalt des Schädels und seiner

Körpergewicht	7,5 kg
Gesamtlänge (Oberlippe—Schwanzspitze)	82 cm
Schwanzlänge (freier Teil des Schwanzes bis zur Spitze)	5 cm
Vorderextremität (freier Teil der Extremität bis zur Spitze am Cranialrand)	24 cm
Hinterextremität (freier Teil der Extremität am Medialrand)	18 cm
Maximaler Umfang	40 cm
Basallänge des Schädels	119 mm
Gaumenlänge	53 mm
Hirnlänge (Opisthion — mediodorsale Begrenzung der Fossa ethm.)	88 mm
Maximale Breite des Hirnschädels	80 mm
Orbitale Einschnürung des Frontale	21 mm
Jugalbreite	73 mm
Schnauzenbreite an der Caninusalveole	25 mm

Strukturen sei auf die Abbildung verwiesen. Ohne genaue Kenntnis des sich entwickelnden Craniums der Ausgangsformen sind Aussagen über einzelne Elemente des Bastardschädels bezüglich ihrer Ähnlichkeit mit den Elternformen nicht möglich. Qualitative Merkmale, die sonst häufig zur Kennzeichnung von Pinnipedier-Arten herangezogen werden, gestatten wegen der Variabilität ihrer Ausbildung keine sichere Einordnung der zur Verfügung stehenden neonaten und juvenilen *Zalophus*- bzw. *Arctocephalus*-Schädel[2]. Das trifft z. B. für die Gestalt der Nasalia, ihre Beziehungen zum Prämaxillare und Maxillare, sowie für die Form des Palatinums und des Gaumenausschnittes zu. Soweit nach dem vorliegenden Material beurteilt werden kann, machen lediglich die Proc. palatini med. des Prämaxillare eine Ausnahme. Sie sind bei *Arctocephalus* relativ sehr klein, während sie sich bei *Zalophus* in Form einer

[2] Vergleichsmaterial (Schädel und Felle) konnten aus dem Zool. Museum Amsterdam, dem Zool. Museum Berlin und der Bayer. Zool. Staatssammlung entliehen werden; den Leitern der Sammlungen möchte ich für ihre Hilfe danken.







Lateral-, Dorsal- und Ventralansicht des Schädels eines Bastards zwischen *Arctocephalus pusillus* ♂ und *Zalophus californianus* ♀

rhombenartigen Platte nach caudal hin ausdehnen. In bezug auf dieses Merkmal gleicht der Bastard dem mütterlichen Seelöwen. Dasselbe gilt für die Anzahl der Backenzähne. Der Bastardschädel weist fünf Alveolen für die postcaninen Zähne auf, entsprechend den Verhältnissen, wie sie in der Mehrzahl der Fälle bei *Z. c. californianus* angetroffen werden. *Arctocephalus* dagegen besitzt für gewöhnlich 6 Backenzähne (Scheffer, 1958). Es mag erwähnt werden, daß die Milchincisiven schon in utero gewechselt worden waren.

Neben den glatten, kräftigen Grannenhaaren finden sich im Fell des Bastards feinere, relativ dünne und gewellte Haare, die eine Art Unterwolle bilden. Beide sind erheblich länger als die entsprechenden Haare eines einen Tag alten *Z. californianus* und erreichen nahezu dieselbe Länge wie bei einem Vergleichstier von *A. pusillus* Schädelbasallg. 117 mm). Bei dem eben erwähnten *Zalophus* und dem Bastard sind auch die feinen Haare als Haupthaare anzusprechen, während bei *Arctocephalus* die erheblich dichtere Unterwolle zum Teil schon von Beihaaren mitgebildet wird. Die Länge der Haare bedingt, daß das Fell des Bastards bei oberflächlicher Betrachtung eher einem Seebären- als einem Seelöwenfell ähnelt. Die dorsal und lateral braun-schwarz gefärbten Grannenhaare laufen in hellfarbene Spitzen aus, die auf der Ventralseite einen größeren Teil des im ganzen kürzeren Haares einnehmen. Ventral ist auch der mittlere Abschnitt des Haares weniger intensiv pigmentiert als dorsal und lateral. Dementsprechend hebt sich die Ventralseite – besonders am Abdomen – gegen den meliert braunschwarzen Rumpf hell cremefarben ab. Das gesamte Tier ist keineswegs so tief schwarz gefärbt, wie es offensichtlich junge Seebären mit großer Regelmäßigkeit sind (Rand, 1956), und wie es der zum Vergleich dienende *Zalophus* ist. Die Kopfoberseite des Bastards ist relativ dunkel, Nasen- und Augenregion treten ebenso wie die Basen der Extremitäten und deren proximale Abschnitte mit einem fast schwarzen Farbton hervor.

Literatur

ACKERMANN, K. (1898): Thierbastarde. Zusammenstellung der bisherigen Beobachtungen über Bastardierung im Thierreiche nebst Litteraturnachweisen. II. Theil: Die Wirbelthiere. Kassel.

CRAFT, W. A. (1938): The sex ratio in mules and other hybrid mammals. Quart. Revue Biol. **13**, 19—40.

GRAY, A. P. (1954): Mammalian hybrids — a checklist with bibliography. Edinburgh.

HERRE, W. (1937): Artkreuzungen bei Säugetieren. Biol. gen. **12**, 526—545.

JENNISON, G. (1914): A hybrid sea-lion. Proc. Zool. Soc. Lond. 219—220.

LÖNNBERG, E. (1929): A hybrid between grey seal, *Halichoerus grypus* Nils. and Baltic ringed seal, *Phoca hispida annelata* Nils. Ark. Zool. **21**, 1—8.

DE MEIJERE, J. C. H. (1894): Über die Haare der Säugethiere, besonders über ihre Anordnung. Morph. Jb. **21**, 312—424.

MOHR, E. (1940): Bemerkungen über Seehund, Ringel- und Kegelrobbe. Zool. Garten N. F. **12**, 173—182.

— (1952): Die Robben der europäischen Gewässer. Monogr. d. Wildsäugetiere XII, 160—161. Verlag Dr. Paul Schöps.

RAND, R. W. (1956): The Cape Fur Seal *Arctocephalus pusillus* (SCHREBER). Its general characteristics and moult. Dept. of Commerce and Industries. Div. of Fisheries, Investig. Report No. 21.

RIEGER, R., und MICHAELIS, A. (1958): Genetisches und Cytogenetisches Wörterbuch. Berlin, Göttingen, Heidelberg.

SCHEFFER, V. B. (1958): Seals, Sea Lions and Walrusses. A Review of the Pinnipedia. Stanford.

Anschrift des Verfassers: Dr. HARALD SCHLIEMANN, Zoologisches Staatsinstitut und Zoologisches Museum Hamburg, 2 Hamburg 13, Von-Melle-Park 10

Notizen über zwei Bastarde zwischen *Otaria byronia* (de Blainville) und *Zalophus californianus* (Lesson)

Von ROSL KIRCHSHOFER

Aus dem Zoologischen Garten Frankfurt (Main) — Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. B. Grzimek

Eingang des Ms. 28. 9. 1967

Im Frankfurter Zoo hatte ein *Zalophus californianus* ♀ am 6. 5. 1962 eine Frühgeburt. Dasselbe Weibchen warf am 24. 4. 1963 ein männliches Jungtier, das rund 24 Stunden lebte. Mit großer Sicherheit kommt als Vater ein *Otaria byronia* ♂ in Frage, obwohl gleichzeitig auch noch zwei *Arctocephalus pusillus* ♂♂ das Robbenbecken mitbewohnten. Die zweite Geburt fand am frühen Morgen statt und wurde von der Austreibungsphase an bis über das Ausstoßen der Nachgeburt hinaus von mir beobachtet.

Die beteiligten Tiere: Das erwachsene *Zalophus californianus* ♀ lebt seit dem 20. 8. 1957 in unserem Zoo. Ihr geschätztes Geburtsjahr ist 1956. Sie hatte also den Abort vermutlich im sechsten, die normale Geburt im siebenten Lebensjahr. Das Tier lebt auch zur Zeit der Niederschrift noch bei uns (Sept. 1967), brachte aber niemals mehr Nachwuchs.

Das *Otaria byronia* ♂ kam vollerwachsen, als schon eher älteres Tier (war außerdem bereits auf einem Auge erblindet (Abb. 1) am 13. 10. 1959 in den Zoo. Es verstarb am 3. 10. 1963 an einer Dilatation des Herzens bei Vorhandensein von eitrigen Entzün-

dungen der Zahnfächer und angrenzender Kieferteile (Befund: Dr. BRACK, Veterinärpatholog. Inst. Frankfurt).

Das eine *Arctocephalus pusillus* ♂ lebte im Zoo vom 22. 6. 1954 bis zum 19. 10. 1965 (Befund: Katharhalische Gastroenteritis, zwei hühnereigroße Pankreasinsel-Zelladenome, Pancreatitis). Es war als Jährling am 2. 5. 1954 gefangen worden. Altersmäßig wäre es also ebenfalls als Vater zu den Bastarden in Frage gekommen. Dasselbe gilt, zumindest was den ersten Bastard anlangt, auch für das zweite Männchen dieser Art. Es war am 14. 7. 1959 als vermutlich ein- bis zweijährig in den Zoo gekommen und wurde am 22. 11. 1962 an den Zoo von Karlsruhe abgegeben[1].

Obwohl das ältere der beiden *Arctocephalus* ♂♂ schon vor dem *Otaria* ♂ im Zoo und bereits matur war, gab es in der Zeit keinen Nachwuchs, auch nicht mehr, nachdem der *Otaria* ♂ verstorben war. Es wurde auch niemals ein geduldetes Werbeverhalten zwischen *Arctocephalus pusillus* ♂♂ und dem *Zalophus californianus* ♀ beobachtet. Anders als die beiden *Arctocephalus pusillus* ♂♂ zeigte das *Otaria byronia* ♂ jedoch bald nach seiner Ankunft auffallendes Interesse für das *Zalophus californianus* ♀. Es wurde häufig beobachtet, wie es das ♀ „herdete", das heißt, im Wasser immer hinter ihm herschwamm, an Land sich neben es legte und gleichzeitig die anderen Robbenmänner von ihm verjagte. Außerdem duldete das ♀ unmittelbar nach der Geburt wohl das *Otaria* ♂ neben sich, aber nicht die beiden *Arctocephalus* ♂♂. Umgekehrt verteidigte das *Otaria* ♂ Mutter und Kind gegen die beiden Rivalen, den Wärter, Besucher und die übrigen weiblichen Robben.

Auszüge aus dem Geburtsprotokoll

Das *Zalophus californianus* ♀ wählte als Gebärplatz den einzigen verfügbaren Sandplatz auf der sonst verfelsten Anlage. Als um 7.10 h die Geburt entdeckt wurde, war bereits der halbe Oberkörper ausgetreten.

7.16 War das Junge vollständig geboren.

8.15 Beginn der eigenen Beobachtungen: Das Weibchen schreit immer wieder klagend. Das Jungtier hebt den Kopf, dreht ihn der Mutter zu, beide beriechen einander, Nase an Nase, mehrmals. Der *Otaria* ♂ liegt zwischen beiden und dem Wasser (Abb. 1). Das Junge versucht mehrmals auf die Beine zu kommen, fällt jedoch immer wieder um. Das Weibchen stößt es auffordernd mehrmals mit der Schnauze am Kopf an. Das Junge zeigt die gleiche braunschwarze Färbung wie der *Otaria* ♂. Es hat auch — im Gegensatz zur Mutter — ein auffallend breites, stumpfes Gesicht. Es hat noch einen mehr als daumendicken, etwa 20 cm langen Rest der Nabelschnur anhängen. Schließlich kriecht das Kind auf die Mutter zu. Diese stößt es an und schnappt nach ihm, zieht es an einer Vorderflosse zu sich heran (Abb. 2).

Das Weibchen hat deutlich Nachwehen: Es liegt zunächst auf dem Bauch, krümmt sich immer wieder kreuzhohl nach oben und verliert reichlich Blut und Fruchtwasser, das sie aufleckt. Zwischendurch preßt sie die Vorderflossen beidseits an den Körper, wiegt bei geschlossenen Augen den Kopf hin und her und schreit klagend.

9.11 Das Weibchen hat weiterhin starke Nachwehen, die auch in Form von Krämpfen oberflächlich auf der Bauchhaut zu sehen sind. Es reagiert auf jede Bewegung des Jungen. Stupst es mehrfach im Gesicht an, zieht es wiederholt an der Vorderflosse zu sich heran. Der *Otaria*-Mann schwimmt andauernd vor dem Geburtsplatz im Wasser hin und her.

9.37 Heftige Nachwehen mit starkem Blutverlust. Das Weibchen liegt jetzt auf der Seite, Hinterbeine und Schwanz nach vorne an den Bauch umgeschlagen und angepreßt.

Krümmt sich nun bauchwärts zusammen, wobei sie dann noch die Vorderflossen an den Bauch preßt. Jungtier saugt im Leerlauf oder schnappt nach Luft, läßt sich nicht eindeutig unterscheiden.

Nachwehen verlaufen deutlich sichtbar ruckartig von vorne nach hinten, dabei streckt sich das Weibchen durch, streckt die Hinterbeine weit nach hinten weg, streicht mit den

[1] Diese Angaben über die Alttiere sind der Zookartei entnommen, die von Herrn Dr. R. FAUST geführt wird.

Vorderflossen über den Bauch, preßt sie dagegen, preßt mit der Bauchmuskulatur. Blutverlust.

9.45 Ein *Arctocephalus* ♂ kommt an Land. Sie zieht sofort das Junge zu sich heran, droht ihn, sich aufrichtend und ouck-rufend an, solange, bis er ins Wasser zurückkehrt. Er wagt sich nicht dem Jungen oder ihr zu nähern. Diese Drohlaute unterscheiden sich deutlich von den stöhnenden, beinahe andauernd geäußerten Lauten, die die Nachwehen begleiten. Sobald der *Otaria*-Bulle ihr Drohen gegen den *Arctocephalus* ♂ merkt, kommt er an Land und legt sich wieder zwischen Familie und Wasser.

9.54 Junges liegt nun in Körperfühlung mit der Mutter. Es sucht deutlich nach Milch, wobei die Mutter nach ihm schnappt, ohne es ernstlich zu beißen (= gehemmter Zubiß).

10.30 Deutliche Nachwehen: Das Weibchen schreit, preßt stark, beißt heftiger nach dem Jungen. Es verliert reichlich Blut.

10.45 Das Weibchen schnappt nach dem Kind, um es im nächsten Augenblick wiederum an sich heran und zwischen die eigenen Vorderbeine zu ziehen.

11.00 Der *Otaria* ♂ verfolgt einen der beiden Zwergseebären ♂♂ durch das ganze Bekken. Er droht den Rivalen durch lautes Zähneklappen an. Der Füttergong ertönt. Alle Robben stellen sich an der Wärtertür an, auch die Männer. Nur das *Zalophus*-Weibchen nimmt keine Notiz. Erst als der vertraute Wärter erscheint, droht sie ihn an, während sie wiederum das Junge unter sich zieht. Verschmäht angebotene Fische. Leckt austretende Fruchthüllen auf und verzehrt sie.

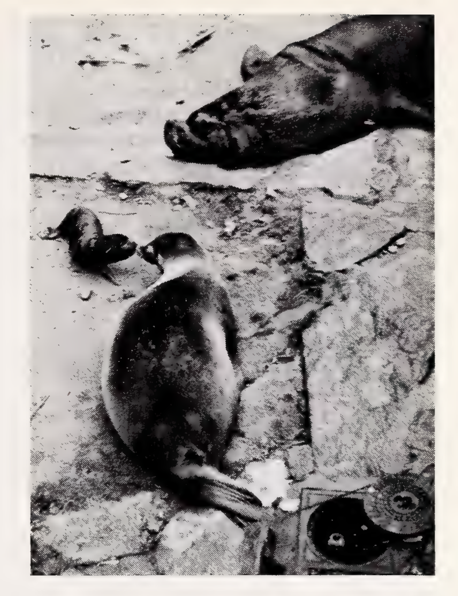


Abb. 1. Erste Kontaktaufnahme zwischen Mutter und Kind durch gegenseitiges Beriechen an der Schnauze. Im Hintergrund der mutmaßliche *Otaria byronia*-Vater. Nur er darf von allen im Becken mitanwesenden Robben sich auf diese Distanz Mutter und Kind nähern und wird geduldet. (Aufn.: Dr. R. Kirchshofer)

11.10 Droht sie mehrfach einen Zwergseebärenmann an, worauf sofort der *Otaria* ♂ aus dem Wasser kommt und den *Arctocephalus* ♂ verjagt. Anschließend legt er sich eng neben die Familie und ist geduldet.

Teile der Nachgeburt beginnen blasig auszutreten.





Abb. 2 (links). Mehrfach zieht die Seelöwenmutter das Junge an den Vorderfüßen zu sich heran, besonders dann, wenn sie das Junge in Gefahr glaubt durch Annäherung anderer Robben, ausgenommen den *Otaria* ♂. Beachte den etwa 20 cm langen, über daumendicken Nabelschnurrest! (Aufn.: Dr. R. Kirchshofer) — *Abb. 3 (rechts).* Das Junge ist beinahe schwarz, während neugeborene Seelöwenjunge ähnlich ihren Müttern heller gefärbt sind. Mähnenrobbenjunge hingegen sind schwarz gefärbt. Der Bastard schlägt hierin also nach dem Vater (Aufn.: Dr. R. Kirchshofer)

Das Junge liegt bereits seit einiger Zeit regungslos. Es reagiert auf gelegentliches Anstupsen durch die Mutter nicht.

11.35 Nachwehen. Der *Otaria* ♂ droht sich über das Mäuerchen lehnende Besucher an. Junges kriecht von der Mutter weg, sie zieht es sofort wieder zu sich heran.

11.40 Das Weibchen preßt sehr stark, die mit Flüssigkeit gefüllte Blase von Embryonalhüllenresten tritt weiter aus. Während der Nachwehen verhält sich das Weibchen teilweise aggressiv (Schnappen, heftig Anstoßen) zum Kind, in den Ruhepausen mütterlich (Beriechen, Heranziehen).

Droht in einem Wehenzug auch den nahe gekommenen *Otaria* ♂ an, der sofort abdreht, sich aber in etwa drei Meter Entfernung auf seinem üblichen Platz wachehaltend ablegt.

12.00 Starke wellenförmig von vorne nach hinten verlaufende Wehen, starker Blutverlust. Junges hat über 7 Min. lang starken Schluckauf.

12.30 Der *Otaria* ♂ droht durch Zähneklappen gegen die Besucher.

12.46 Das Weibchen preßt Embryonalhüllen weiter heraus. Scheint sehr erschöpft, schläft plötzlich für Minuten entspannt ein, schnarcht!

13.00 Preßt unter starken Nachwehen.

13.12 Die eigentliche Nachgeburt tritt aus (etwa ein Drittel so groß wie das Junge). Das Weibchen verzehrt Teile davon, zerrt sie herum, schleudert sie hoch, verzehrt erst kleine Stücke davon, reißt dann große Fetzen herunter, die sie im ganzen herunterwürgt.

13.22 Sie legt sich entspannt hin. Säubert ihre Genitalpartie durch Belecken. Kind gibt erste hörbare Töne, eine Art Schnarchen von sich, darauf wendet sich ihm das Weibchen sofort zu. Junges sucht am Boden, schnarcht erneut. Das Weibchen zerrt es wieder zu sich heran, beriecht es eingehend, droht erneut gegen den *Arctocephalus* ♂. Dem schließt sich der *Otaria* ♂ mit Zähneklappen an und verfolgt dann den flüchtenden *Arctocephalus* ♂ durch das ganze Becken, immer noch bei den Sprüngen über Wasser zähneklappend.

14.40 Junges saugt und schnappt in die Luft, dies wird auch durch Anstoß durch die Mutter ausgelöst.

14.55 Das Weibchen hat immer noch leichte Nachwehen, jetzt aber auf das hintere Körperdrittel beschränkt.

15.00 Füttergong. — Das Weibchen verläßt das Junge nicht, verzehrt aber jetzt einen ihr vorgeworfenen Fisch nach wenigen Minuten. Das Junge öffnet etwa alle 15 Sek. den Mund weit und schnappt nach Luft. Wirkt nicht normal. Die Mutter zerrt es wiederum zu sich hin, dabei schnarcht das Junge laut, dies auch bei jedem Atemzug, der alle 5 Sek. erfolgt. Es schreit also praktisch dauernd. Der Laut entsteht jeweils beim Ausstoßen der Luft. Er wird durch Zusammenpressen des ganzen Körpers herausgepreßt — macht ebenfalls keinen natürlichen Eindruck.

15.50 Das Kind atmet weiterhin schnappend und schnarchend.

16.10 Das Weibchen stößt das Kind an, das durch Schnarchschreien antwortet. Es hat wiederum starken Schluckauf.

16.38 Mutter und Kind liegen ruhig. Das Junge bleibt passiv liegen, wohin es die Mutter zerrt. Es bewegt sich nicht, bis auf das heftige Luftschnappen und gelegentliches Schnarchen.

16.50 Unverändert. Ende der Beobachtungen.

Post mortem des Jungtieres

Am nächsten Morgen wurde das Junge tot aufgefunden. Laut Befund (Dr. Brack, Veterinärpath. Inst. Frankfurt) wurde der Tod durch eine Verblutung in die Bauchhöhle infolge von Rupturen im Bereiche des rechten und mittleren Leberlappens herbeigeführt. Dies deutet Dr. Brack als Folgen eines Geburtstraumas, worauf auch die Schwellung und Rötung der Nickhäute des Jungen hinweisen.

Nach der Obduktion wurden die Überreste des Jungtieres, wie schon im Jahr zuvor die Frühgeburt, an die Senckenbergische Anatomie in Frankfurt (Main) zwecks weiterer Bearbeitung weitergegeben.

Schlußfolgerung

Eine Verbastardierung zwischen *Otaria byronia* und *Zalophus californianus* ist bisher nicht bekannt geworden. (Siehe Arbeit von H. Schliemann). An sich wäre sie unter

Gefangenschaftsbedingungen wohl eher zu erwarten, als die häufiger zu beobachtenden Bastardierungen zwischen *Arctocephalus pusillus* und *Zalophus californianus*, da die Arten sich verwandtschaftlich näher stehen. Sowohl *Otaria* als auch *Zalophus* zählen zur Subfamilie der Otariinae, während *Arctocephalus* der zweiten Subfamilie der Otariidae, den Arctocephalinae zugehört. Daß es nicht häufiger zur Bastardierung zwischen Kalifornischem und Südlichem Seelöwen (Mähnenrobbe) kommt, mag allerdings daran liegen, daß Vertreter beider Arten selten gleichzeitig in einem Zoo gehalten werden.

Das Geburtsprotokoll liefert einige recht interessante Angaben. Auffallend ist zunächst die annähernd 6 Stunden dauernde Nachgeburtsphase, die von solch anhaltenden, sichtbar schmerzhaften Nachwehen und großem Blutverlust begleitet war. Leider wissen wir nichts über die Dauer der Eröffnungs- und Austreibungsphase, nur daß der zweite Teil der letzteren (Austreibung des Hinterkörpers) in wenigen Minuten erfolgte. Nach den Angaben von Slijper (1960), dauerte in einem Fall die gesamte Geburt bei einem Seelöwen nur 3 Stunden, wovon auf die Austreibungsphase 1 Stunde entfiel. In einem anderen Fall wird ebenfalls die Austreibungsphase mit 1 Stunde, in einem dritten allerdings mit 4 Stunden angegeben. Nirgends wird jedoch auf eine so lange, wie die hier beobachtete Nachgeburtsphase hingewiesen. Slijper (1960) schreibt nur allgemein von Zeiten von 5 bis 65 Minuten. Verglichen mit diesen Angaben erscheint die Geburtsdauer im mitgeteilten Fall sehr lang und nicht normal. Dafür sprechen auch die starken Schmerzen und der hohe Blutverlust. Ähnliches wurde einmal an einer erstgebärenden Seelöwin im Rotterdamer Tiergarten beobachtet (zit. nach Slijper 1960, S. 54), doch dauerte die Geburt nicht so lange. Vielleicht ist dieser, nicht ganz normale Geburtsverlauf als eine Folgeerscheinung der Bastardierung anzusehen. Daß auch die Austreibungsphase nicht ohne Schwierigkeiten abgegangen sein kann, geht aus dem Obduktionsbefund des Jungtieres hervor, das ja an Geburtstraumen starb. Es kann die zu seinem Tode führenden Leberrisse eigentlich nur während der Austreibung bekommen haben.

Die Kopflage des Jungen bei der Geburt, das Reißen der Eihäute noch im Mutterleib, sind bei Pinnipediern normale Vorgänge. Eher selten soll nach Slijper (1960) die Nachgeburt verzehrt, das Fruchtwasser aufgeleckt werden. Unser Weibchen tat beides mit Gier und vollständig. Normal im Verhalten ist die erste Kontaktaufnahme zwischen Mutter und Kind durch Schnauzenberühren und Beriechen (vergl. Mohr 1956), das Zusichherziehen des Jungen in Augenblicken vermeintlicher Gefahr, das ambivalente, konfliktgeladene Verhalten dem Jungen gegenüber (Aggression gegen Mütterlichkeit) in Augenblicken starker Wehenschmerzen. Aus dem Verhalten des Weibchens und des Mähnenrobbenmannes ist eindeutig die Vaterschaft des *Otaria*bullen abzulesen. Für sie spricht meines Erachtens auch die beinahe schwarze Färbung des Jungtieres bei gleichzeitig glattem Haar (*Arctocephalus-pusillus*-Neugeborene: schwarz, aber gelocktes Haar), ferner das sehr auffallend breit- und stumpfschnäuzige Gesicht des Bastards (Abb. 3). Es wäre interessant, diese durch das Verhalten der Alttiere und das oberflächliche Aussehen des Bastards sich aufdrängenden Schlußfolgerungen durch die noch ausstehende Untersuchung der Anatomie des Jungtieres bestätigt zu finden.

Literatur

King, E. J. (1964): Seals of the World. London.

Mohr, E. (1956): Das Verhalten der Pinnipedier. Handbuch der Zoologie 8/II (10, 27, p. 1 bis 24).

Schliemann, H. (1968): Notiz über einen Bastard zwischen *Arctocephalus pusillus* (Schreber, 1776) und *Zalophus californianus* (Lesson, 1828). Z. f. Säugetierkde. **33**, p. 42—45.

Slijper, E. J. (1958): Die Geburt der Säugetiere. Handb. Zool. 8/XXV (9, 9, p. 1—108).

Anschrift der Verfasserin: Dr. Rosl Kirchshofer, 6 Frankfurt am Main, Zoologischer Garten

Beobachtete Geburt eines Seehundes *(Phoca vitulina)*[1]

Von DETLEF W. FOELSCH

Aus dem Zoologischen Garten Zürich — Direktor: Prof. Dr. H. Hediger — Zootierarzt: Dr. P. Weilenmann

Eingang des Ms. 29. 5. 1967

I. Geburt

In der Freianlage für Pinguine des Zürcher Zoos leben zusammen mit den Humboldt-Pinguinen 1,1 Seehunde *(Phoca vitulina)*. Die Hündin gelangte im November 1965 als Schenkung in den Zoo. Mit Beginn des Jahres 1966 werden täglich dem Fischfutter 6 Tropfen Kaliumjodat und zweimal pro Woche 1 Vitaminkapsel (Kombivit) zugefügt, da wir eine Trächtigkeit der Hündin für möglich erachteten. Als Vorsichtsmaßnahme wurde dann Ende Juni der Rüde in ein Extrabecken gesetzt. Außer einer scheinbaren Umfangsvermehrung fehlen Anzeichen für eine bevorstehende Geburt, obwohl diese doch im Juni, spätestens Juli zu erwarten ist.

Am 24. 7. 1966 wird wie allmorgendlich das Wasser des Bassins zur Reinigung abgelassen. Die Hündin liegt im Wasserbecken (Abb. 1). Sie ist zylindrisch feist wie eine



Abb. 1. Seehündin vor der Geburt

Bombe; eine gürtelförmige geringgradige Einschnürung trennt den Thorax von der gleich starken distalen Körperhälfte. An ihrem seitlichen Abdomen sind, wie schon in den letzten Tagen, Muskelzuckungen zu beobachten, die als Reize vom Foetus und damit als Foetusbewegungen zu deuten sind. Tags darauf und in der folgenden Zeit ist dieses Symptom trotz häufigen Beobachtens nicht mehr sichtbar. Erschwert wird das Erkennen von möglichen Foetalbewegungen dadurch, daß die Hündin während der vergangenen 14 Tage das Wasserbecken nicht verlassen hat. Es ist die Zeit des zunehmenden Mondes.

Am späten Nachmittag des 28. 7. 1966 wechselt die Hündin ihren Standort zwischen Bassin und Land sehr häufig; sie ist unruhig. Liegt sie an Land, so biegt sie ihren

[1] Herrn Prof. Dr. H. HEDIGER danke ich für die Gewährung eines 10monatigen Aufenthaltes von XI. 1965 bis VII. 1966 am Zoologischen Garten Zürich und für die Farbtafel. Mit Hilfe der GERTRUD-RUEGG-STIFTUNG konnte u. a. diese Arbeit durchgeführt werden.



Abb. 2. Nachts Wehen, Hinterfüße eingerollt

Körper bogenförmig, den Kopf und die Schwanzflossen angehoben; hin und wieder reißt sie ihren Fang auf und preßt die Schwanzflossen kräftig gegeneinander, wobei eine Flosse oft eingerollt ist (Abb. 2). Mit der Vorderflosse scharrt sie in der Grasnarbe.

Die Mammae treten nach außen hin nicht hervor, nur die 2 Zitzen heben sich von der Bauchoberfläche ab. Die Scheide um Anus und Vagina ist leicht ödematisiert und angeschwollen; ein wenig Schleim läßt deren Oberfläche glänzend erscheinen.

Die nachmittags begonnenen vorgeburtlichen Anzeichen steigern sich bis Mitternacht zu pressenden Wehen. Um 3 Uhr morgens des 29. 7. 1966 robbt die Hündin ins Wasser und wird erst wieder am späten Abend des nächsten Tages (30. 7. 1966) kurz an Land gesehen.

Am 31. 7. 1966 wechselt die Hündin mittags ihren Aufenthalt zwischen Land und Wasserbecken. Gegen 15 Uhr werde ich durch einen Zoobesucher benachrichtigt, daß die Hündin kurz vor dem Gebären sei. An der Freianlage angekommen, sehe ich die Hündin in seitlicher Lage, ca. 1,5 m weit vom Bassin entfernt, an Land liegen. Um sie herum bedeckt den Boden lehm- bis ockerfarbene, gelb-braune Flüssigkeit (gleichartig und gleichfarbig wie später der bei der Sektion im Magen des Foetus festgestellte Inhalt), die sie zum Teil aufschleckt. Zwischen den Wehen, wie sie auch am 28. 7. 1966 beobachtet wurden, steckt sie ihre Schnauze ins Wasser.

Zwischen den mütterlichen Hinterfüßen werden die des Foetus sichtbar, sie hängen schlaff aus der mütterlichen Scheide. Mit den weiteren Wehen stülpt sich die rosarote Scheidenschleimhaut, die den Foetus fest umschließt, mit heraus. 7 Minuten nach Sichtbarwerden der ersten Fruchtanteile ist das Junge geboren. Die in Hinterendlage ausgestoßene Frucht bewegt sich nicht. Sie glänzt etwas, ist relativ jedoch zu trocken. Der Welpe wird von der Mutter, die sich blitzartig hinwendet, kurz beschnuppert, mit dem Fang gepackt und sofort ins Wasser mitgenommen.

Nach ca. 2 Minuten wird die tote, am Boden des Wasserbeckens liegende Frucht mittels eines Hakens herausgeholt. Die Mutter folgt dem Jungen sofort.

Keinerlei Lebenszeichen sind klinisch am dunkelhaarigen 0,1 Neugeborenen festzustellen (Abb. 3). Die Augen sind geöffnet, die Zähne kräftig ausgebildet, die Nabelschnur hängt ca. 15 cm vom Jungen herab (Abb. 5). Der Welpe ist 90 cm lang, mit dem Bandmaß von Schnauzen- bis Schwanzspitze gemessen, und hat ein Gewicht von 10,1 kg.

Abb. 3. Foetus auf dem Bauch liegend; dunkler Rücken sichtbar

Die gleich nach der Frucht abgegangene Placenta (Abb. 6) wiegt 1,6 kg; sie weist intensiv karminrotfärbende Bestandteile auf, die zum Teil auch am Jungtier kleben (s. Abb. 5); sie sind laut Untersuchung des Veterinär-Physiologischen Institutes der Universität Zürich stark eisenhaltige, möglicherweise abgebaute Erythrozyten.

Die Totgeburt und die Placenta werden nach Anfertigen von Fotos sofort aus dem Gehege und damit von der Mutter entfernt und die blutbeschmutzten Steinplatten feucht gereinigt.



Abb. 4. Hündin nach der Geburt noch feist erscheinend; vor vaginaler Untersuchung

Stark beunruhigt wechselt die Hündin nach der Geburt ihren Platz. Kommt sie an Land, so robbt sie zu den Stellen und schnuppert, wo das Junge oder die Placenta gelegen haben; dann wiederum verharrt sie in seitlicher Lage, preßt die Schwanzflossen zusammen, krümmt sich bogenförmig und scharrt mit den Vorderextremitäten. 120 Herzschläge pro Minute werden gezählt.

Die Erregung des Muttertieres hält an bis in den späten Abend. Von den Zitzen verläuft zur Seite eine Sekretrinne der abfließenden Milch. Es besteht weiterhin starker

Abb. 5. Foetus auf der Seite liegend, Nabelschnur und roter Fleck sichtbar

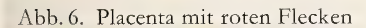


Abb. 6. Placenta mit roten Flecken



Bauchumfang (Abb. 4), den möglicherweise die durch die Geburt erschlaffte Muskulatur vortäuscht, oder aber von einem zweiten, noch nicht geborenen Welpen verursacht wird. Dieser ungewisse Zustand ist die Veranlassung zu einer nachgeburtlichen Untersuchung. Um 20.30 Uhr wird, nach Leerlaufenlassen des Bassins und Installation einer künstlichen Lichtquelle neben dem hellscheinenden Vollmond, die Hündin mit einem starken, weitmaschigen Netz eingefangen. Die vaginale Untersuchung läßt sich gut durchführen, eine weitere Frucht ist nicht zu palpieren. Abschließend werden 0,3 mg/kg Körpergewicht Chloramphenicol in einen Hinterfuß injiziert.

Am 2. Tag nach der Geburt kommt der Rüde wieder zur Hündin in die Freianlage, um die ihr noch fehlende Freßlust anzufachen. Robbt die Hündin an Land, so hinterläßt sie Spuren von gelblichem Scheidenausfluß; darum erhält sie täglich eine Injektion Penicillin-Streptomycin. Nach 5 Tagen ist ihr Appetit wieder hergestellt.

II. Untersuchungsergebnisse und Diskussion

In Ergänzung zu den wenigen bereits bekannten, durch die Literatur vermittelten Daten, speziell in der wertvollen, umfangreichen Monographie von E. Mohr (1952), sollen die vom hiesigen toten Welpen erhobenen Befunde mitgeteilt werden.

Blutstatus der Placentaflüssigkeit und vom Foetalblut, Untersuchungsergebnis des Veterinär-Physiologischen Instituts der Universität Zürich vom 4. 8. 1966:
Erythrozytenzahl: 165 000/mm³.
Erythrozytenvolumen (Hämatokritwert): 4,5 ⁰/₀.
Hämoglobin: 1,3 Gramm ⁰/₀ = 8,0 Hämometereinheiten (16 g ⁰/₀ = 100 E).
Gesamt-Leukozytenzahl: 2800/mm³. Thrombozyten sind im Ausstrich nachweisbar.

Auf die letzte Aussage, dem Vorhandensein von Thrombozyten, den zur Blutgerinnung notwendigen Blutplättchen, soll besonders hingewiesen werden, da diese lange nicht nachgewiesen werden konnten (Mohr, E., 1952, 1955; Kraft, H., 1962).

Vom Veterinär-Pathologischen Institut der Universität Zürich wurden durch Herrn Prof. E. Teuscher folgende Befunde erhoben:

2. 8. 1966: „Bei der mikroskopischen Untersuchung der Placentaflüssigkeit konnten keine Protozoen nachgewiesen werden.“

5. 8. 1966: „Es handelt sich um Schilddrüsen (2) mit kleinen Alveolen (kleinfollikulär) und wenig Kolloid, wie sie bei jungen Tieren als normal zu betrachten sind.“

Damit ist ein Myxödem, durch Jodmangel hervorgerufen (Reineck, M., 1959), als Todesursache auszuschließen. Die freipräparierten Schilddrüsen sind mandelgroß und distal in der unmittelbaren Nähe des Kehlkopfes gelegen.

Bei der am 1. 8. 1966 in der Veterinär-Pathologie durchgeführten Sektion sind makroskopisch keine Veränderungen nachweisbar. Die zwei Nieren sind fascettenoder beerenartig — wie bei den Ursiden — und hängen an kurzen Bändern in die Bauchhöhle. Beide Uterushörner mit einem in die Cervix reichenden Septum und die Ovarien sind voll ausgebildet.

Das zur Schwimmprobe genommene Lungenstück geht im Wasser unter, d. h. daß keine Beatmung mit Luft stattgefunden hat und das Tier tot geboren wurde.

Der Sektionsbericht des Veterinär-Pathologischen Instituts vom 11. 8. 1966 lautet: „Histologisch sind die wichtigsten Veränderungen im Herzen vorhanden. Es handelt sich um ziemlich ausgedehnte nekrotische Bezirke mit Kernzerfall, namentlich in Endocardnähe. Die Lunge zeigt eine hochgradige Stauung mit Aspiration von Fruchtwasser.

Diagnose: hochgradige, umschriebene Herzmuskeldegeneration (wahrscheinlich durch Sauerstoffmangel bedingt). Befund spricht für Erstickung.“

Die bakteriologische Untersuchung der Placenta ergab: E. coli +, aerobe Sporenbildner +, serologisch nicht typisierbar.

Viele Erklärungen für die zu spät eingetretene Geburt gibt es nicht: Möglicherweise ist das ehemals für Pinguine geplante Bassin in seinen Maßen (ca. 2×5×0,70 m) zu klein, oder aber die Verlegung des natürlichen Geburtsortes fort vom Meer und seinen Gezeiten in ein mit Quell- und Leitungswasser gefülltes Wasserbecken sind endlich als Todesursache anzusehen und zu berücksichtigen.

Zusammenfassung

In dem Bassin der Freianlage des Zürcher Zoos leben mit den Pinguinen 1,1 Seehunde *(Phoca vitulina)*. Im Juli 1966 können neben dem bereits schon länger bestehenden starken Bauchumfang der Hündin Foetalbewegungen in der seitlichen Abdominalgegend beobachtet werden.

Am 28. 7. 1966 robbt die Hündin nachmittags unruhig mehrmals vom Bassin zum Land und zurück. Die einsetzenden Wehen dauern bis in die Nacht, ohne daß eine Geburt erfolgt.

Erst am 31. 7. 1966, einige Stunden vor Vollmond, der für die in Freiheit mit den Gezeiten lebenden Robben ein den Zeitablauf beeinflussender Faktor ist, wird innert 7 Minuten ein totes Junges in Hinterendlage geboren.

Die Sektion des vollausgewachsenen, 10,1 kg schweren und 90 cm langen 0,1 Welpen ergibt eine Erstickung im Mutterleib.

Summary

1,1 seals *(Phoca vitulina)* live in the hedged basin of the Zurich Zoo. In July 1966 movements of the foetus are seen in the flank of the female, besides the strong width round the abdomen as symptoms of pregnancy. Therefore the male became separated from the female.

As the female lies always in the water of the basin, no more movements of the foetus are to be seen since July 25, 1966. On July 28 she is very restless. Out of the basin she bows her body, opens her mouth, presses her hind extremities together and shuffles with her fore-foot in the grass. The labour-pains last up to midnight, without bringing forth young. On July 31, some hours before full moon, a dead young is born. The result of post-mortem examination is suffocation in the womb.

Résumé

1,1 phoque *(Phoca vitulina)* vivent dans un bassin du Zoo de Zurich. A parti de juillet 1966 on a pu voir des mouvements de foetus sur le flanc de la bête et — autre signe de grossesse — la taille abdominale du phoque a fortement augmentée. On sépare le mâle de la femelle.

La femelle restant toujours dans l'eau on ne peut plus voir des mouvements de foetus dès le 25 juillet 1966. Le 28 juillet elle est très nerveuse. A terre elle plie son corps, ouvre sa bouche, compresse fortement ses extrémitées arriès et laboure l'herbe avec une patte de devant. Les douleurs continuent jusqu'à la nuit sans que la naissance se fasse.

Ce n'est que le 31 juillet, quelques heures avant pleine lune, qui pour les bêtes vivants en liberté est un facteur important à cause de la marée influencée par la lune, elle mets bas en sept minutes — les pattes arrières en premier — un petit, mort.

La section du petit, pleinement developé, pesant 10,1 kg et mesurant 90 cm, montre que le petit a suffoqué dans le ventre de la mère.

Literatur

Kraft, H. (1962): Blutuntersuchungen beim europäischen Seehund *(Phoca vitulina* L.). 4th International Symposium on Diseases in Zoo-Animals. Proceedings Parts I and II. Copenhagen May 1962.

Mohr, E. (1952): Die Robben der europäischen Gewässer. Monographien der Wildsäugetiere, Bd. XII, Verlag Dr. Paul Schöps Frankfurt/Main.

— (1955): Der Seehund. Die Neue Brehm Bücherei. A. Ziemsen-Verlag, Wittenberg.

Reineck, M. (1959): Neue Erfahrungen bei der Aufzucht von Seehunds-Säuglingen. Natur und Volk **89**, Heft 2, Frankfurt/Main.

Anschrift des Verfassers: Dr. med. vet. Detlef Fölsch, 24 Lübeck, Lessingstraße 12

Der Steppeniltis, *Putorius eversmanni* (Lesson, 1827), im Elbtal bei Dresden

Von Helmut Richter

Aus dem Institut für Landesforschung und Naturschutz Halle (Saale)
Direktor: Prof. Dr. L. Bauer

Eingang des. Ms. 26. 6. 1967

In der Säugetierkundlichen Sammlung des Staatlichen Museums für Tierkunde in Dresden befinden sich einige auffallend hell und gelb gefärbte Iltisbälge aus dem Elbtal bei Dresden. Besonders das hellste Stück[1] der Serie erinnert stark an einen Steppeniltis, und seit ich die Bälge im Frühjahr 1960 erstmalig in die Hände bekam, kann ich in ihm nur einen *eversmanni* der mitteleuropäischen Randpopulation sehen.

Das Unterhaar von B 7396 ist durchgehend und einschließlich der Schwanzwurzel gelb („Isabellblond"), das Oberhaar sowie die für *eversmanni* so charakteristischen dunkel gefärbten Körperpartien haben die Farbe eines mittleren Rötlichbraun und sind nicht schwarz oder schwarzbraun wie bei *putorius*. Das Tier wirkt insgesamt nur wenig dunkler als ein *eversmanni* (B 5347, Mus. Tkde. Dresd.) aus der Gegend von Kasan, halbwegs zwischen Moskau und dem Ural.

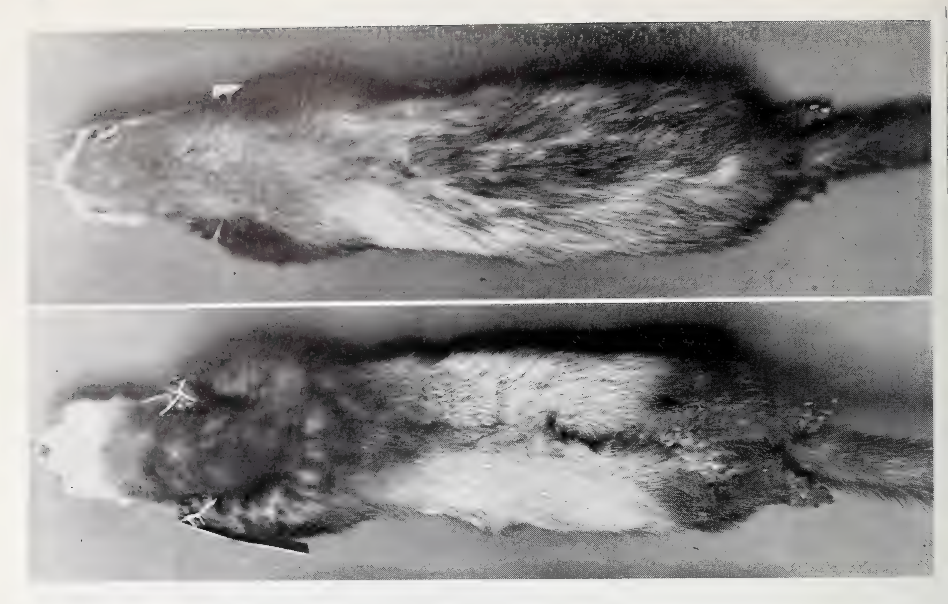
Leider fehlen zu den fraglichen Stücken trotz des Vermerks im Inventarverzeichnis die Schädel und konnten bisher auch nicht aufgefunden werden. Der Sache wurde deshalb zunächst nicht weiter nachgegangen, da es nicht sehr aussichtsreich erschien, an Hand schädelloser Exemplare den Nachweis des Vorkommens von *Putorius eversmanni* im Elbtal zu führen, zumal mir zu diesem Zeitpunkt von der weiten Verbreitung des Steppeniltisses in der ČSSR nichts bekannt war.

Erst nachdem der Bericht von Kratochvil (1962) über die verschiedenen, vom Alter und von der Jahreszeit abhängigen Farbkleider des gemeinen Iltisses und des Steppeniltisses sowie über die Verbreitung von *eversmanni* in der ČSSR erschienen war, wurde die Angelegenheit erneut aufgegriffen. Der der genannten Arbeit beigegebenen Karte ist zu entnehmen, daß die nördlichsten Fundpunkte des Steppeniltisses in der ČSSR nur etwa 15 km südlich der Landesgrenze in der Umgebung von Teplitz in den wärmebegünstigten Talebenen am Südabfall des Erzgebirges liegen.

Es ist demnach durchaus naheliegend, daß der Steppeniltis, wenn auch nicht regelmäßig, so doch zumindest in Perioden warmtrockener Jahre von dem Dauervorkommen in der ČSSR her bis in das Elbtal bei Dresden vordringt und hier möglicherweise dann auch zur Fortpflanzung schreitet.

Besonders naheliegend ist der Gedanke von mehr oder weniger regelmäßig erfolgenden Vorstößen des Steppeniltisses in warmtrockenen Jahren bis in das Elbtal bei Dresden, wenn die starke Raumaktivität des Tieres berücksichtigt wird. Nach Kra-

[1] Der Balg ist bezeichnet mit „B 7396, Dresden, Radrennbahn Reick, ♂, (Zool. Garten), 16. 3. 34." Das Tier ist demnach auf dem Gelände der Radrennbahn in Dresden-Reick gefangen und in den Zoologischen Garten gekommen, wo es dann verendet und dem Museum übergeben worden ist. Noch deutlicher wird dieser Vorgang durch die Fundortbezeichnung eines weiteren, etwa intermediär zwischen *putorius* und *eversmanni* erscheinenden Stückes, die wie folgt lautet: „B 7397, Dresden, Radrennbahn Reick (in Zool. Garten eingegangen), 21. 3. 34."



Ober- und Unterseite des Steppeniltisses von Dresden-Reick
(Aufn.: Mus. f. Tierkunde Dresden)

TOCHVIL werden von russischen Autoren Entfernungen von 10 bis 15 km genannt, die der Steppeniltis in einer Nacht zurücklegen kann. Wenn auch zur Zeit kein unmittelbarer Nachweis erbracht werden kann, der für einen Daueraufenthalt des Tieres nördlich des Elbsandsteingebirges und nördlich des Erzgebirges spricht, so war und ist mit dem Erscheinen und der (vorübergehenden?) Ansiedlung umherstreifender und wohl vorwiegend jugendlicher Stücke doch jederzeit zu rechnen.

Der Hinweis auf Steppennager als bevorzugte Beute lenkt die Aufmerksamkeit zwangsläufig auf die Umgebung der Orte Liebenau, Breitenau, Oelsen und Hellendorf, dem einzigen, zur Zeit allerdings so gut wie erloschenen Restvorkommen des Ziesels *(Citellus citellus* L.) im östlichen Erzgebirge. In diesem, auch in den Kammlagen weitgehend entwaldeten Übergangsgebiet zwischen Osterzgebirge und Elbsandsteingebirge, kann vom nordböhmischen Vorkommen her der ideale Einwanderungsweg des Steppeniltisses nach Norden hin vermutet werden. Verfolgt man von Teplitz her diese waldfreie „Schneise" über den Kamm des Gebirges hinweg, trifft man zwischen Pirna und Dresden auf die Elbe. Es ist das Gebiet, aus dem die hellfarbigen Iltisse des Dresdner Museums stammen.

Nachsatz

Das vorstehende und nur geringfügig abgeänderte Manuskript war bereits am 4. 6. 1964 in der vorliegenden Zeitschrift zum Druck eingereicht aber mit dem Hinweis zurückgewiesen worden „daß man nicht auf Grund schädelloser Stücke die Literatur belasten dürfe". Allein nach dem Schwarzweißfoto wurde B 7396 als „völlig gleich dem Frettchen, aber deutlich unterschieden von Steppeniltis-Material" beurteilt.

Auf Anraten wurde daraufhin Balg B 7396 Herrn Prof Dr. KRATOCHVIL, Brünn, zur Beurteilung zugestellt, dem umfangreiche Serien bodenständiger tschechoslowakischer *eversmanni* zur Verfügung stehen. Meine Frage lautete: „Besteht die Möglichkeit, einen Waldiltis-Frettchen-Bastard von einem Steppeniltis der europäischen Rasse auch ohne Vorliegen des Schädels exakt zu unterscheiden?"

Dem Antwortschreiben vom 5. 5. 1967, für das ich auch an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. KRATOCHVIL herzlichst danke, entnehme ich folgende Zeilen: „ . . . beantworte ich Ihre Anfrage

... und kann Ihnen versichern, daß das Exemplar des Iltisses, das Sie mir geschickt haben tatsächlich ein *Putorius eversmanni* (Lesson, 1827) ist. Dieses Exemplar ist ein wenig dunkler, aber in den Populationen unserer Steppeniltisse existieren auch solche dunkle Exemplare; sie sind typisch für die Rasse *hungaricus* Ehik, 1928.“ „Ihr Exemplar ist kein Mischling mit einem Frettchen, was wir nach unserem Belegmaterial und nach unseren Erfahrungen schließen können.“

Mit dieser Entscheidung ist die Frage, ob der Steppeniltis zur deutschen Fauna gehöre (Richter, 1964 a, b), im positiven Sinne beantwortet worden und es ist nun wohl in erster Linie eine Angelegenheit der Jägerschaft, in geeignet erscheinenden Landschaften auf möglicherweise auftauchende „Gelbiltisse“ zu achten und anfallende Exemplare der wissenschaftlichen Untersuchung zugänglich zu machen.

Literatur

Bauer, K. (1953) Der Steppeniltis, *Mustela eversmanni* Lesson, 1872, in Österreich; Säugetierkdl. Mitt., **1**, 162—166.
— (1955): Der Steppeniltis (*Mustela eversmanni* Lesson) in Niederösterreich; Unsere Heimat, **26**, 131—136, Wien.
Heptner, W. G. (1964): Über die morphologischen und geographischen Beziehungen zwischen *Mustela putorius* und *Mustela eversmanni;* Zeitschr. Säugetierkde., **29**, 321—330.
Kratochvil, J. (1962): Zwei Notizen zur Kenntnis des Steppeniltisses in der Tschechoslowakei; Zool. Listy, Folia Zoologica, **11** (25), 213—226.
Richter, H. (1964): Gehört der Steppeniltis zur deutschen Fauna? Urania, 27, 664.
— (1964): Gehört der Steppeniltis zur deutschen Tierwelt? Unsere Jagd, 94.

Anschrift des Verfassers: Helmut Richter, Institut für Landesforschung und Naturschutz, X 8091 Dresden 19, Stübelallee 2

Some Physiological Measurements of Polar Bears

By Raymond J. Hock

Eingang des Ms. 25. 9. 1967

Although polar bears (*Thalarctos maritimus*) are common zoo animals, few data are available on any physiological measurements made on them. In the course of my studies in Alaska, I had occasion to collect random data on these mammals. It now seems appropriate to present them all in one place.

Weight

In 1948, while I worked at the Arctic Research Laboratory, Point Barrow, Alaska, two polar bear cubs were obtained. The den in which the bears were living had been plowed out of the snow by one of the surface supply trains, and the mother shot. The location was some miles inland from the Beaufort Sea, and southeast of Point Barrow. The cubs were located and kept by an Eskimo in Barrow village, and I secured them from him for metabolic study. On 9 to 11 April, their weights were: ♂, 8950 to 9400 g, variable daily with fasting, mean 9250 g; ♀ 8500 to 8800 g, mean 8750 g. Age of these cubs was approximately 3 months.

In 1959, while I was employed by the Arctic Aeromedical Laboratory, Fairbanks, I received a young polar bear cub from the U. S. Fish and Wildlife Service. It had been captive for some time in an Eskimo village, and was fed mainly on seal blubber.

Despite the fact that it had a pestistent diarrhea when I received it, the cub weighed 13 kg on 14 April, when its age was presumably about $3^1/_2$ months. The discrepancy between its weight and that of the Point Barrow cubs is due either to the small age difference, or to a longer time in captivity with accompanying faster growth (Hock, 1966 b, Rausch, 1961).

Eight days later it weighed 15 kg. The diarrhea was now cured, and food consisted of Pablum and diluted evaporated milk, of which it ate prodigiously.

At the age of about 5 months (June 5) weight was 21.4 kg. On 17 June, age about $5^1/_2$ months, weight had risen to 25.45 kg. At this time, the cub was sent to the National Zoo in Washington, D. C.

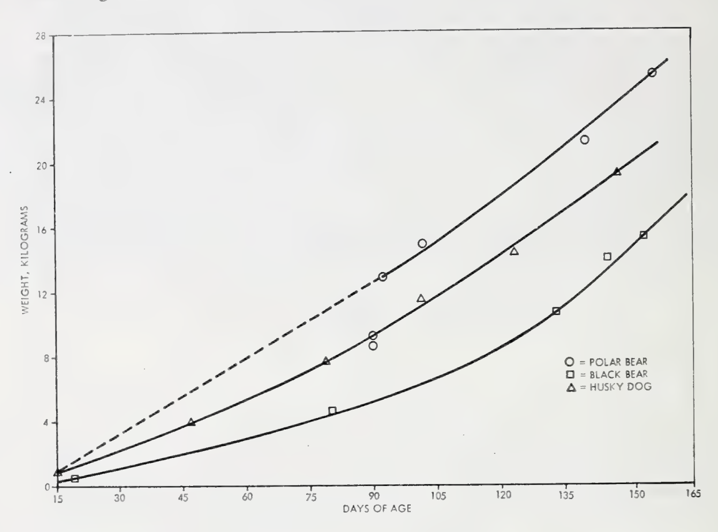


Fig. 1. Weights of young polar bear, black bear, and husky dog cup plotted against age

I have reported (Hock, 1966 b) on the growth of black bear cubs *(Ursus americanus)* born in my cages at Fairbanks. The surviving black bear cub, the polar bear cub, and a husky dog pup (delivered by Caesarean section after the death of the mother) were brought up together, on the same food, and all lived in my laboratory annex. These animals were all born at nearly the same time (within perhaps 3 weeks), all had lost their mothers, and thus were raised on artifical foods.

Figure 1 shows the relative weights of the three animals. It may be seen that the black bear growth is slowest, and the polar bear fastest. The two Point Barrow cubs are near the dog's weight at comparable age. I have shown in Figure 1 that the polar bear's weight at birth approximates 800 g. Pedersen (1945) gives weight at birth of „$^3/_4$ kilogramm". The black bear cub weight is much lighter at birth (Hock, 1966 b), but the husky pup weighed nearly the same.

Two larger bears were shot by Dr. Robert Rausch, Arctic Health Research Center, Anchorage, Alaska. The results have already been reported by Irving and Krog (1954). Weights were 212 kg for a young bear (sex undetermined), and 265 kg for a 3 to 4 year-old female. Total length of the latter was 193 cm. Both were reasonably fat, although depot fat was absent. Date was 10 August, 1953, at Skull Cliff, southwest of Point Barrow, Alaska.

Pedersen (1945) cites weights up to 800 kg, but this appears either dubious or so remarkable it may be disregarded. Sizes up to 250 cm and maximum weights of 500 kg may more nearly reflect the maximum size to be expected in modern times.

Heart Rate

I have reported on the heart rates of black bears (HOCK, 1966 a). The polar bear cub, Oliktok, was measured at the same time and in the same manner as the black bear cubs. She was hand-held, without undue struggling. Still, the rates are: $\bar{x}$ 205, range 200 to 220 at 5 months (struggling), and $\bar{x}$ 166, range 140—180 at near six months of age. Comparable black bear rate at the latter age is $\bar{x}$ 148, range 140—160 (HOCK, 1966 a). Thus, the heart rate of the polar bear appears to be higher than that of the black bear at the same age, even though the size is much larger (polar bear 25.5 kg vs black bear 14.0 kg), as seen in Figure 2. No heart rates for older polar bears are available.

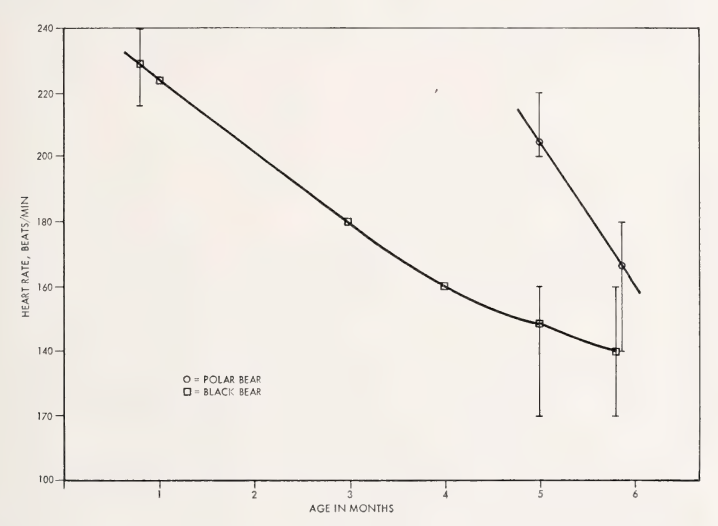


Fig. 2. Heart rate of young polar bear and black bear versus age

Body Temperature

The black bear has been shown to have a stable colonic temperature during the active phase at any time of year (HOCK, 1960). The temperature is maintained at near 38.0° C, but falls as low as 31° during lethargy.

Interest in the deep body temperature of the polar bear is great due to its Arctic pack ice habitat and the long periods it spends in water colder than 0° C. Temperatures of 37.8°, 37.2° and 37.5° have been reported (ANON., 1827), in air temperatures of —11.6° and —11.3°. Figure 3 shows colonic temperature plotted against ambient temperature.

One of the bears shot by RAUSCH in 1953 had colonic temperature of 37.35° in air of 4.5° C. It was in the water, and had been pursued a short distance. It was killed and towed to an ice floe. Water temperature was not taken, but it was probably about —1° C. The second bear was shot on a floe, but fell into a melt water pool. Fifteen minutes after death, its colonic temperature was 37.1° C in air cooler than 4.5° C.

The cub Oliktok gave colonic temperature readings between 37.0° C and 38.0° C in air of 20° C. Age was about 5 and 5½ months.

Thus, it appears that polar bears have core temperatures nearly equivalent to black bears, despite their Arctic environment and, perhaps, lengthy water immersion. Information on the latter aspect of their thermoregulation is not satisfactory, and there

is a complete lack of information on temperatures during the lethargy exhibited by the pregnant female. The papers of SCHOLANDER et al (1950a, b, c) should be referred to for more complete data on insulation of fur and fat.

It would appear that a polar bear swimming for long periods in cold water would show a high heat loss, due to the great heat capacity of the cold water sink, movement through the water, the elongated shape of the bear, and the low insulation of its fur and fat in water. This must be balanced by either high heat production, or reduction of the body to water gradient by lowering peripheral temperature through vasoconstriction, or both. Reduction of the central body temperature would also serve to decrease the body to cold water gradient. Perhaps all avenues available are used,

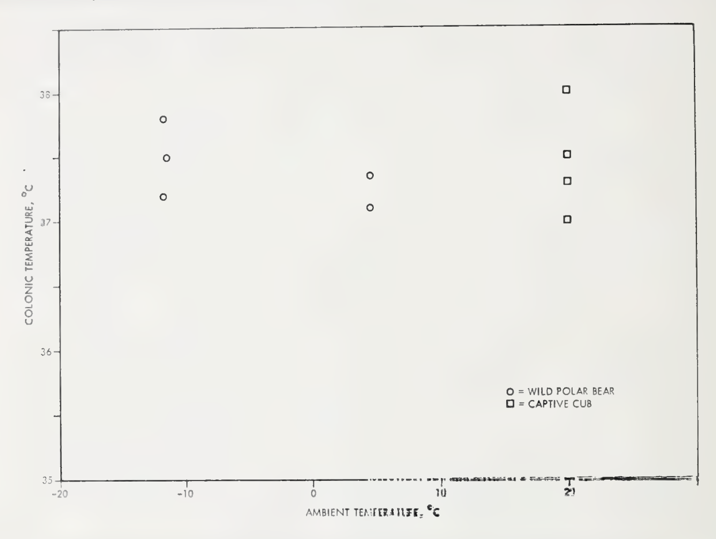


Fig. 3. Colonic temperature of wild adult polar bears and the captive cub in relation to ambient temperature

although it is obvious that too great reduction of the temperature of the core would lead to hypothermia and loss of coordinated function. Perhaps this does not occur until a much reduced central temperature is reached, as the black bear is capable of sudden and coordinated movement at a core temperature only slightly above 31° C. Any information on this general subject would be very desirable.

Metabolic Rate

Studies of metabolic rate (MR) were made at Point Barrow, and have been reported by SCHOLANDER et al (1950b). They are re-plotted here, as shown in Figure 4. Thermoneutrality is seen to extend to about 10° in these cubs, with a rather steep rise at lower temperatures. I have compared the MR of these cubs and husky pups of about the same age (HOCK, 1965).

The MR is high for animals of this size (SCHOLANDER et al, 1950c), but this may be due to their young age. The cub Oliktok, age 5½ months, weight 25 kg, had consecutive metabolic determinations made at Fairbanks. Mean MR was 0.49 ml O_2/gm/hr at 24.5° C, substantially lower than the MR of the 3 months-old cubs. No MR data exist for larger, older polar bears.

HOCK (1958) has compared MR of a young black bear in winter and spring. As

figure 4 shows, the MR is much lower for the black bear at all ambient temperatures. However, the age of this bear was 9 to 10 months, weight 31 to 35 kg, so that it was older and heavier than the polar bears. Difference in MR may be due to these differences of age and weight of the two subject species, or conversely may reflect a valid higher MR of the polar bear.

Fig. 4. Metabolic rate of polar bear cubs (SCHOLANDER et al, 1950 b), and the female cub „Oliktok" compared to MR of the black bear at various ambient temperatures

Discussion

Polar bears are seen to be quite "normal" mammals, despite their habits and habitat. They grow more quickly than black bears, and appear to have a higher heart rate, especially for their size. Their colonic temperature appears to be slightly lower and more variable than their black bear relatives. The MR on the other hand, is much higher than that found for black bears, at least in young animals. This may be merely a function of differences in size and age. Alternatively, the MR and heart rate may really be higher than in the black bear. The higher MR and the lower central body temperature would give a partial answer to the vexing question concerning the problem of maintenance of core temperature during long immersion in cold water. More observations on this matter are clearly needed.

Zusammenfassung

Eisbären erweisen sich trotz ihrer Lebensweise und ihres Lebensraums als ganz „normale" Säugetiere. Sie wachsen schneller als Schwarzbären und scheinen eine höhere Herzfrequenz zu haben, insbesondere im Hinblick auf ihre Größe. Ihre Darmtemperatur scheint etwas niedriger und variabler als die ihrer Schwarzbären-Verwandtschaft. Andererseits ist der Stoffwechsel weit höher als man ihn bei Schwarzbären findet, wenigstens bei Jungtieren. Dieser Eindruck entstand aber möglicherweise nur durch Größen- und Altersunterschiede. Stoffwechsel und Herzfrequenz könnten tatsächlich höher sein als bei Schwarzbären. Der höhere Stoffwechsel und die niedrigere Rektaltemperatur könnten eine Teilantwort geben auf die noch ungelösten Fragen nach dem Problem der Beständigkeit der Innentemperatur während langen Aufenthalts in kaltem Wasser. Weitere Untersuchungen sind nötig.

References

ANONYMOUS (1827): Températures de quelques animaux du Nord, prises au Port Bowen. Ann. Chim. Phys., **34**, 111.

HOCK, R. J. (1958): Hibernation Trans. 5th Macy Cold Injury Conf. Pp 61—133.

— (1960): Seasonal variations in physiologic functions in Arctic ground squirrels and black bears. Bull. Harvard Mus. Comp. Zool., **124**, 155—169.

— (1965): An analysis of Gloger's Rule. Hvalradets Skrifter, **48**, 214—226.

— (1966 a): Heart rate of black bears in relation to age. J. Mammal, **47**, 328—329.

— (1966b): Growth rate of newborn black bear cubs. Growth, **30**, 329—437.

IRVING, L., and J. KROG (1954): Body temperature of Arctic and subarctic birds and mammals. J. Appl. Physiol. **6**, 667—680.
PEDERSEN, A. (1945): Der Eisbär (*Thalarctos maritimus*): Verbreitung und Lebensweise. København: E. Bruun. 166 pp.
RAUSCH, R. L. (1961): Notes on the black bear, *Ursus americanus* Pallas, in Alaska, with particular reference to dentition and growth. Z. Säugetierkunde, **26**, 65—128.
SCHOLANDER, P. F., WALTERS, V., HOCK, R., and IRVING, L. (1950a): Body insulation of some Arctic and tropical mammals and birds. Biol. Bull., **99**, 225—236.
SCHOLANDER, P. F., HOCK, R., WALTERS, V., JOHNSON, F., and IRVING, L. (1950b): Heat regulation in some Arctic and tropical mammals and birds. Biol. Bull., **99**, 237—259.
SCHOLANDER, P. F., HOCK, R., WALTERS, V., and IRVING, L. (1950c): Adaption to cold in Arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation and basal metabolic rate. Biol. Bull., **99**, 259—271.

Author's address: Dr. RAYMOND J. HOCK, Northrop Corporate Laboratories, 3401 West Broadway, Hawthorne, California 902 50, USA

Entgegnung auf die Bemerkungen von Jiři Volf bezüglich: "New Sighting of Przewalski Horses?"

Im 32. Band dieser Zeitschrift (Heft 4, 1967, S. 245–246) werden von J. VOLF (Prag), Bemerkungen hinsichtlich meiner Freilandbeoachtungen in bezug auf das Przewalski-Pferd geäußert und zwar behauptet J. VOLF, ich hätte das Wildpferd mit dem Wildesel verwechselt. Ich fühle mich gezwungen, auf diese Bemerkungen zu reagieren, da seine Einwände, wie aus der nachstehenden Begründung hervorgeht, nicht stichhaltig sind.

J. VOLF behauptet, daß das Wildpferd vom Wildesel auf große Entfernung selbst mit dem Fernglas nicht unterschieden werden kann, insbesondere in der Steppe, wo die Luft stark vibriert. Jedermann, der im Hochland von Inner-Asien gewesen ist, kann dies Argument sofort widerlegen. Die Luft dieses Gebietes ist außerordentlich klar, eine gute Sicht ist auf große Entfernung möglich, insbesondere an solchen Tagen, wie auch in meinem Falle, wo ein kalter Wind weht, so daß selbst in Bodennähe kein Vibrieren herrschte. Außerdem wird von J. VOLF der Umstand nicht berücksichtigt, daß die Mongolen äußerst scharfsichtig, ausgezeichnete Kenner und Beobachter der mongolischen Tierwelt sind. Mit dem Fernglas konnte ich mich selbst überzeugen, da ich nahezu 20 Minuten die kleine Herde verfolgte, daß es sich zweifellos um Wildpferde handelte.

Auf beiden Aufnahmen hält J. VOLF die Tiere für viel zu hell um sie als Wildpferde ansprechen zu können. Diesbezüglich sei erwähnt, daß die auf Umkehrfilm verfertigten Aufnahmen einerseits überbelichtet sind, anderseits die Farbenwirkung auf dem Steppenhochland sehr von der Belichtung und von der Farbe des Bodens abhängt. Der Boden selbst ist dunkelgrauer Granit, mit einer spärlichen halbwüstenartigen Vegetation, wo die Tiere heller erscheinen als in Wirklichkeit, was durch den überbelichteten Film nur noch stärker hervorgehoben wird.

Mit scheinbar beachtenswerter Sorgfalt analysiert J. VOLF den mit einem normalen Objektiv verfertigten Film und kommt auf Grund der 50fachen Vergrößerung zu der Folgerung, daß die photographierten Tiere nicht Wildpferde, sondern Wildesel sind. Ich verfertigte ebenfalls mit den verschiedensten Verfahren Vergrößerungen und konnte feststellen, daß die Bilder wegen der dicken Emulsion eine Vergrößerung nicht vertragen, die Tiere erscheinen vollkommen verschwommen, die Körpermasse und die Gefleckthei ist äußerst unsicher zu erkennen. Wenn man jedoch vorweg an das Vor-

kommen von Urwildpferden in freier Wildbahn nicht glaubt, so wird man auch auf den Aufnahmen gewiß nur Kulane sehen.

Daß meine Beobachtungen im Jahre 1966 stichhaltig gewesen sind, bezeugen nun neuere Angaben. Im Frühjahr 1967 führte Dr. OSORYN SCHAGDARSUREN, Direktor des Biologischen Institutes der Mongolischen Adademie der Wissenschaften, eine Expedition in die dschungarische Gobi, um neuere Erfahrungen über das Przewalski-Pferd einzuziehen. Beinahe in derselben Gegend, wo ich die Wildpferde sah, gelang es ihm ebenfalls, 2 Przewalski-Pferde zu beobachten. Ein anderer Mongole konnte etwas entfernter eine Herde von 12 Exemplaren sehen. Diese Angaben teilte mir Direktor SCHAGDARSUREN im Juli 1967 mit, als ich von meiner 5. mongolischen Expedition aus der Transaltaj-Gobi in die Hauptstadt Ulanbator zurückkehrte.

Es ist also eine Tatsache, daß auf dem Gebiet der Mongolischen Volksrepublik, in der dschungarischen Gobi das Przewalski-Pferd noch vorkommt, die häufigen neueren Beobachtungen erwecken den Anschein, als ob ihre Anzahl in den unbewohnten und ungestörten Gebieten im Zunehmen ist.

Nicht direkt zu diesem Thema gehörend, bloß um die Authentizität früherer Beobachtungen zu unterstützen, sei angeführt, daß 1966 im Cagan Bogd ul Gebirge der Transaltaj-Gobi der Gobibär (*Ursus arctos pruinosus* Blyth) endlich geschossen werden konnte, der vor 70 Jahren vom russischen Forscher LADIGIN zuerst gesehen wurde und über den bisher unsicher erscheinende Meldungen vorlagen. Das Tier ist heute im Zentralmuseum von Alanbator ausgestellt. Dr. ZOLTÁN KASZAB, Budapest

SCHRIFTENSCHAU

HEDIGER, HEINI: **Die Straßen der Tiere.** Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig 1967. IV., 313 S., 194 Abb. Hln. 44,50 DM.

Es wurde die Meinung vertreten, daß die Anlage und Benutzung von Straßen eine Errungenschaft der Menschheit sei. Diese These veranlaßte HEDIGER, dem Problem nachzugehen und seine Vertiefung anzuregen. Eine Reihe namhafter Forscher hat zu dem Problem der Tierstraßen, sowohl von Säugetieren als auch Vögeln, Reptilien, Amphibien, Fischen und Insekten, Stellung genommen. Eine Fülle anregenden Materials wurde vorgelegt, ein empfehlenswertes Werk ist zustande gekommen. W. HERRE, Kiel

KIRCHSHOFER, ROSL: **Zoologische Gärten der Welt.** Die Welt des Zoos. Umschau Verlag, Frankfurt am Main 1966. 256 S., 96 Abb., davon 16 farbig. 26,80 DM.

Zoologische Gärten bieten vor allem dem Säugetierforscher viel interessante Probleme. Das von KIRCHSHOFER dankenswert zusammengestellte Buch enthält Beiträge bemerkenswerter Zooleute. HEDIGER rührt eine der Grundfragen des Zoologischen Gartens in einem Beitrag „Vom Zwinger zum Territorium“ an. VAN BEMMEL beleuchtet die Bedeutung der Tiergärten als Zufluchtsstätten für bedrohte Tierarten. DATHE, NEUBÜSER, STEMMLER-MORATH, KLÖS, BACKHAUS gestatten Einblicke in die Arbeit hinter den Kulissen. Der Beitrag von VOSS ist bemerkenswert, weil er von der Haltung und Pflege „schwieriger“ Säugetiere berichtet. POGLAYEN-NEUWALL schildert, wie ein Zoo entsteht. FIEDLER gibt ein anschauliches Bild über den ältesten Zoo der Welt, den Tiergarten in Schönbrunn, und RUHE macht mit den Problemen des Tierhandels vertraut. Höchst nützlich ist eine Zusammenstellung der Zoologischen Gärten der Welt mit Hinweisen auf ihre Spezialitäten. Eine Bilddokumentation bringt prächtige Bilder.

W. HERRE, Kiel

DITTRICH, LOTHAR: **Auf Safari in Europa.** Meine Streifzüge durch Europas Zoologische Gärten. Fackelträger Verlag Schmidt-Küster G.m.b.H., Hannover 1966. 359 S., 168 Abb. 32,– DM.

Ein Reiseführer durch die Zoologischen Gärten Europas war längst fällig und man kann den Autor nur beglückwünschen zu seinen gelungenen Darstellungen. Dieses Buch wird nicht nur den interessierten und wissensdurstigen Zoobesucher begeistern, es wird darüber hinaus auch für den Fachmann, speziell für den Tiergärtner ein häufig benutztes Nachschlagewerk werden. Sei es um bestimmte Standorte zoologischer Kostbarkeiten zu ergründen, sei es um wichtige tiergärtnerische Details wie Altersangaben von Tieren, Zuchtergebnisse, Brutgewohnheiten u. a. Verhaltensweisen nachlesen zu können. Vorzügliches Fotomaterial seltener Tiere und häufig noch seltenerer Zuchterfolge, oftmals gepaart mit geschickter Situationswahl verstärken den nachhaltigen Eindruck der Zooschilderungen. Die hier vom Autoren geschickt gewählte Typisierung der Zoologischen Gärten zeigt einerseits die Vielfältigkeit und Vielgestaltigkeit dieser Einrichtungen, andererseits aber auch gleichzeitig die Schwierigkeit einer derartigen Einteilung, wo doch alle diese Typen vielfältige Übergangs- und Vermischungsformen im Laufe der Entwicklung erlangten ohne jemals — begrüßenswerter Weise — in irgend einer auffälligen Weise uniform zu werden. Mir drängte sich immer wieder beim Lesen der Wunsch auf, und ich glaube sicher nicht damit allein zu stehen, neben einer weiten Verbreitung dieses Buches einen zweiten Band über die sicher ebenfalls noch viele interessante Einzelheiten und Kostbarkeiten bergenden anderen Zoologischen Gärten Europas zu erleben, die hier nur in der Zoo-Übersicht Erwähnung finden konnten. M. BÜRGER, Magdeburg

FLINT, W. E.: **Die Zwerghamster der paläarktischen Fauna.** Die Neue Brehm-Bücherei Nr. 366, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt 1966, 99 S., 65 Abb. 7,60 DM.

Mit dem Erscheinen dieses Büchleins wird uns eine Gruppe kleiner Nager näher gebracht, mit denen wir hier in Europa kaum Berührung haben. Unter der Bezeichnung „Zwerghamster" werden die Vertreter von fünf rezenten Gattungen zusammengefaßt *(Calomyscus, Phodopus, Allocricetulus, Cricetulus, Tscherskia)*, die fast ausschließlich Bewohner der zentral- und ostasiatischen Steppengebiete sind. Nur eine Form *(Cricetulus migratorius)* reicht im Westen bis nach Südosteuropa. Die Darstellung beginnt mit einem systematischen und tiergeographischen Teil; fast alle Arten werden im Bilde, fünf in schönen Strichzeichnungen vorgestellt. Jeder der 10 Species ist eine Verbreitungskarte beigefügt, was rasche Orientierung gewährleistet. Der Rahmen, in den die Ausführungen gestellt werden, ist sehr weit gespannt, denn Berücksichtigung finden neben Biotopwahl, Ernährung und Fortpflanzungsleistung auch Populationsdynamik, Aktivität, Jugendentwicklung, Wachstum, Parasitismus und Bedeutung für den Menschen. Selbst die Ergebnisse der Gewöllforschung werden in ausführlichen Tabellen abgehandelt. Wo eigene Anschauung und Erfahrung des Autors fehlt (die meisten Zwerghamster wurden von ihm im Freiland beobachtet und gefangen und auch in Gefangenschaft gehalten), runden zahlreiche, naturgemäß vorwiegend russische Literaturangaben die Darstellung ab. Die vorliegende Veröffentlichung, die als Originalarbeit für die Neue Brehm-Bücherei geschrieben wurde, wird auch ohne Zutun dieser Ausführungen weite Verbreitung finden und gerade dem der russischen Sprache nicht Mächtigen als gute Informationsquelle Dienste leisten.

H. REICHSTEIN, Kiel

KALMUS, HANS: **Genetik — Ein Grundriß.** Aus dem Englischen übersetzt von A. KALMUS. Georg Thieme Verlag, Stuttgart 1966. 176 S., 31 Abb. u. 5 Taf. 7,80 DM.

Mit Hilfe moderner Forschungsmethoden, vor allem der Mikrobiologie und Biochemie haben die Vererbungswissenschaften in den letzten 20 Jahren so große Fortschritte zu verzeichnen gehabt, daß es dem Abseitsstehenden kaum noch möglich ist, die schnelle Entwicklung zu verfolgen, geschweige denn, sie zu verstehen. Das vorliegende Bändchen ist hervorragend dazu geeignet, dieser Not zu begegnen. In ihm werden die Grundprinzipien der Genetik in klaren Beispielen belegt, wobei besonderer Nachdruck auf den Unterschied zwischen dem, was am Erscheinungsbild vererbt wird und dem, was als Wirkung aus der Umwelt hinzukommt, gelegt wird. Oft werden Beispiele aus der Humangenetik herangezogen, wobei selbst Aspekte der positiven und negativen Eugenik sachkundig diskutiert werden. Es ist ein Buch, das *vor* dem Studium eines Lehrbuches der Genetik aufmerksam gelesen werden sollte.

K. BECKER, Berlin-Dahlem

Mammals

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

33. BAND · HEFT 2

April 1968





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der S[illegible], ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, klein[illegible] [illegible] ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mi[illegible] fassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an einen der Herren Her[illegible] direkt an die Schriftleiter: Frau Dr. Erna Mohr, Hamburg-Langenhorn 1, Krämerstieg 8 (Tel. [illegible]), oder Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchrode, [illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band[illegible] Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 82,— DM zuzügl. amtl. Postge[illegible] Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, [illegible] unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugsprei[illegible] 17,10 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kan[illegible] Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet [illegible] men des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde, 33 (1968), H. 2, S. 65—128

On the Biology and Systematic Position of *Microtus abbreviatus* Miller, a Vole endemic to the St. Matthew Islands, Bering Sea

By Robert L. Rausch and Virginia R. Rausch

Eingang des Ms. 29. 5. 1967

During a five-week period in 1954 (2 August – 6 September), we undertook a biological reconnaissance of St. Matthew Island, the largest of the St. Matthew group. Although we made general collections of the flora and fauna, our main effort was directed to the study of the endemic vole, *Microtus abbreviatus* Miller, 1899, which was present in large numbers at the time. In addition to 238 animals examined on the island, we brought 12 alive to the laboratory, where a breeding colony was established.

The purpose of this paper is to report general observations on St. Matthew Island, to describe some of the biological characteristics of *M. abbreviatus* as determined from both wild and captive animals, and to discuss the systematic status of this vole.

Our data have been supplemented by records and specimens made available by Dr. F. H. Fay, of this Laboratory, who spent 18 days on St. Matthew Island during July and August, 1963. Mr. R. J. Hensel, U. S. Fish and Wildlife Service, Kodiak, permitted us to abstract information from the unpublished notes of Mr. F. L. Beals, who recorded biological observations on St. Matthew Island from 30 June to 16 August 1944.

The St. Matthew Islands

Historical Survey

The St. Matthew Islands were discovered by Lieutenant Synd of the Russian Navy in the course of explorations during the years 1764—1768 (Coxe, 1803, p. 264). A chart of Synd's voyage, reproduced by Coxe, show "I. Apost. Matthei" lying to the southwest of their actual position. Cook (1822, p. 657) reached the islands on 29 July 1778 and believed himself to be their discoverer.

The Billings Expedition next visited the islands, on 14 July 1791, when a landing was made and some biological observations recorded (Sauer, 1802). Some twenty years later (in 1810, according to Dall, 1870), a group of Russians and Aleuts settled briefly on St. Matthew Island in order to hunt polar bears. Probably it was they to whom von Chamisso (p. 294, in von Kotzebue, 1821) referred when he stated that, of the several people who proposed to overwinter, only three survived by spring. From this time until the end of the century, biological information was obtained by several expeditions. During September, 1827, Captain Lütke and his company on the ship Seniavin spent seven days attempting to survey the islands. The observations recorded by von Kittlitz (1858, p. 300) were part of the results of this effort. While visiting the "seal islands" in the Bering Sea, H. W. Elliott and W. Maynard landed on St. Matthew Island on 5 August 1874, and both reported briefly on the flora and fauna (Maynard, 1876; Elliott, 1882). Some collections were made by C. H. Townsend when the revenue cutter Corwin stopped at Hall Island on 8 September 1885, and his findings were included in the report of the cruise (Townsend, in Healy, 1887, p. 96). In 1891, while a member of the International Fur Seal Commission, G. M. Dawson

(1894) studied geological features of the islands. Members of the Harriman Alaska Expedition collected plants and animals there on 14—15 July 1899.

More recently, data on the birds and mammals were reported by G. D. HANNA (1917, 1920), who spent from 7 to 13 July 1916 on the islands. HANNA (1920, p. 121) stated that two trappers had passed the winter of 1912—1913 on St. Matthew Island. The remains of their cabins and equipment were found in 1944 by F. L. BEALS (unpublished notes), who spent almost seven weeks (30 June—16 August) making biological observations just prior to the introduction of reindeer there by the U. S. Coast Guard. St. Matthew Island was occupied by United States' military forces during 1942—1944. Some years later, a study of the reindeer was begun by KLEIN (1959), whose report includes detailed information on the vegetation and indigenous mammals and birds.

Geographic Features

Of volcanic origin, the St. Matthew Islands lie in the Bering Sea at lat. 60°30' N. by long. 173° W. (approx.), in waters about 54 to 66 m deep. Pinnacle Island, about 2.5 km long, rises precipitously from the sea to an altitude of some 370 m. Situated

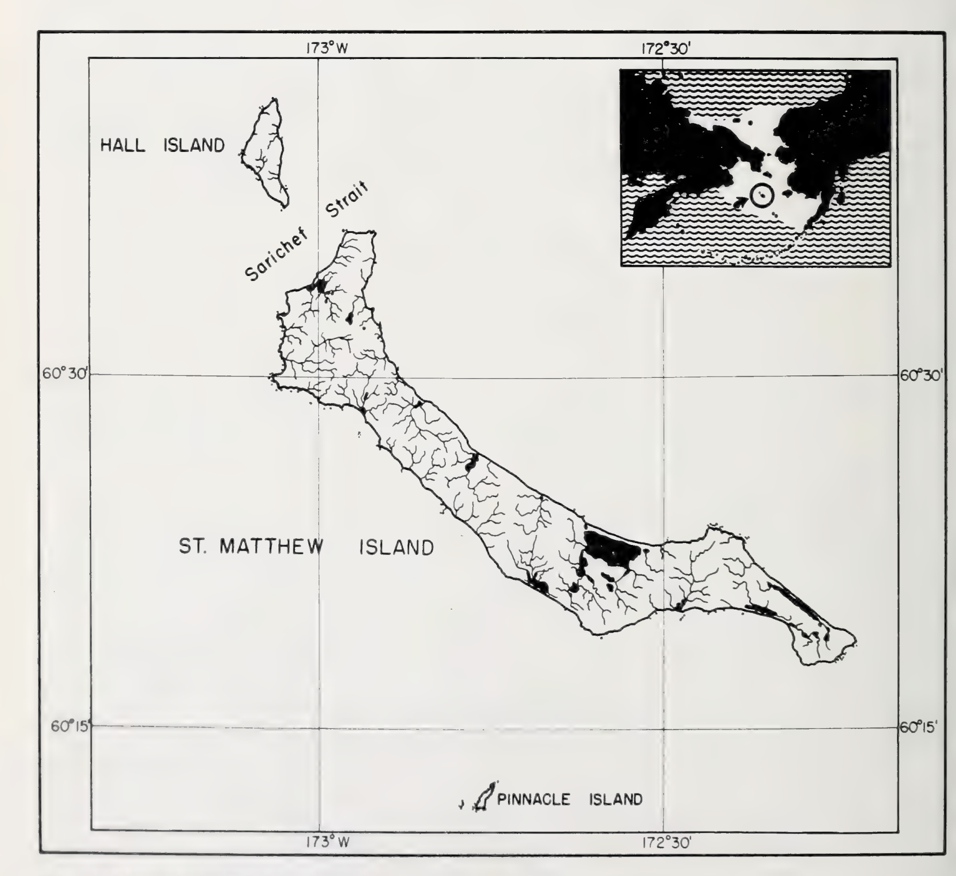


Fig. 1. Map of the St. Matthew Islands. In the inset is shown the relationship of the islands (arrow) to the Asian and North American land masses; the unshaded area represents the limits of the Bering-Chukchi platform.

farthest to the northwest, Hall Island, about 9 km in greatest length and up to 507 m in altitude, is surrounded by steep cliffs.

St. Matthew Island, the largest of the three, is about 52 km (32.5 miles long, 2 to 9.5 km wide, and northwesterly-southeasterly in orientation (Fig. 1). The series of eroded, smoothly contoured mountain ridges extending across the island in a north-south direction range in height up to 459 m. Throughout the length of the island, most of these transecting ridges abut against the sea in cliffs, the formation of which has come about largely through the action of the sea. Extensive lowlands exist in the southeastern half of the island; these as well as some of the steep valleys extending to sea level are bordered by gravel or boulder beaches. Several lakes, some brackish, have been impounded by gravel dikes formed by the sea. The largest lake, having a chloride content of about 20 ppm in 1954, is about 4.8 km long by about 2 km wide. Fresh-water ponds, not all permanent, and smaller lakes are numerous. The small streams are often narrow and deep. Some empty into the sea through gravel barriers. Driftwood in a broad zone has accumulated along the low beach separating the largest lake from the sea on the northern shore.

Climate

Moderately low temperatures, high winds, and frequent fog and rain in summer characterize the climate of the islands. Data on the weather of St. Matthew Island for the period October, 1942, to September, 1944, were kindly provided by the Regional Climatologist, U. S. Weather Bureau, Anchorage. Although incomplete, these data (Table 1) provide an indication of ranges in temperature and monthly precipitation. During August–September, 1954, we recorded fog and/or rain on 27 days of the 36. Three days were clear, and six partially clear. Temperatures from 7° to 14° C. were recorded, but a range from 9° to 12° C. was usual.

That the islands are free of pack ice from about June to November has been indicated However, since they lie near the southern limit to which the sea ice extends, the length of the ice-free time can be expected to vary from year to year.

Table 1

Some climatic data for St. Matthew Island

October, 1942 — September, 1944

Year	Month	Precipitation (mm)	Wind: Prevailing Direction	Temperature (° C) Max.	Temperature (° C) Min.
1942	October	32.7	NW	3.0	– 0.2
	November	–	N	– 0.6	– 4.0
	December	–	NE	– 10.5	– 14.2
1943	January	–	NNE	– 10.1	– 14.7
	February	–	NNE	– 11.8	– 17.2
	March	–	N	– 4.8	– 9.3
	April	–	NE	– 3.5	– 7.8
	May	–	NNE	2.8	– 0.9
	June	–	SW	8.1	2.5
	July	–	SW	10.1	5.3
	August	–	SW	10.3	6.8
	September	52.8	NNE	7.5	2.8
	October	45.9	NNE	4.0	0.2
	November	35.5	NNE	0.3	– 3.0
	December	20.8	N	– 6.3	– 11.0
1944	January	21.3	NE	– 10.8	– 17.2
	February	37.0	NNE	– 6.0	– 12.1
	March	8.1	NNE	– 9.2	– 13.8
	April	13.2	NNE	– 4.1	– 11.1
	May	20.8	NNE	1.8	– 2.5
	June	22.6	NNE	5.1	0.5
	July	37.3	NNE	8.7	4.1
	August	73.4	W	9.4	6.0
	September	17.5	WNW	8.2	4.0

Vegetation

In general, those species of plants present extensively in the North Pacific region comprise the flora of St. Matthew Island. The plant growth is less luxuriant than that on the Pribilof Islands and more closely resembles that of St. Lawrence Island, to the north. The vegetation is low, and all of the woody plants are prostrate.

On lichens, mosses, and some other groups, reports were published in the volumes of the Harriman Alaska Expedition. Records of flowering plants from the St. Matthew Islands have been compiled by HULTÉN (1941–1950). A list of species collected during July–August, 1957, has been given by KLEIN (1959), who also discussed the effects of the introduced reindeer on the vegetation. Our collections in 1954 included over a hundred species of higher plants, 18 species of the more prominent bryophytes, and 16 species of lichens. No doubt we overlooked some of the early-flowering vascular plants.

Examples of some of the plant communities observed on St. Matthew Island are presented below. The names of vascular plants are according to HULTÉN (1941–1950).

Beach ridges. The stabilized beaches characteristically supported dense stands of *Elymus arenarius* L. ssp. *mollis* (Trin.) (Fig. 2). This association included *Lathyrus maritimus* (L.), *Senecio pseudo-Arnica* Less., and frequently *Poa eminens* Presl. *Angelica lucida* L. was present locally.

Dry lowlands. On the extensive lowlands of the southeastern part of the island, the vegetation consisted mainly of lichens, mosses, and sedges. The common lichens were *Cladonia alpestris* (L.) Rabenh., *C. bellidiflora* (Ach.) Schaer., *C. coccifera* (L.) Willd., *C. carneola* E. Fries, *Cetraria delisei* (Bory) Th. Fr., *C. andrejevii* Oksn., *Sphaerophorus globosus* (Huds.) Vainio, *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Schaer., and *Nephroma arcticum* (L.) Torss. Mosses included *Polytrichum strictum* Brid. and *Hylo-*



Fig 2. Elymus-association along north beach



Fig. 3. Stabilized beach grown to lichens and *Empetrum nigrum.* An old polar bear trail overgrown by *Empetrum* is visible.

comium splendens (Hedw.) Schimp. Among sedges and rushes were *Carex nesophila* Holm, *C. spectabilis* Dew., *Luzula arcuata* (Wahlenb.), and *L. nivalis* (Laest.) Beurl. var. *latifolia* (Kjellm.). A willow, *Salix crassijulis* Trautv., occurred rather commonly, and *Empetrum nigrum* L. also was present. A specimen of *Betula nana* L. was collected in this area by F. H. Fay; his is the only record of dwarf birch on St. Matthew Island.

Lichens and *Empetrum nigrum* formed the main ground cover of the driest part of the old beach separating the largest lake from the sea (Fig. 3). Prominent among the lichens was *T. vermicularis,* which in general had suffered severe fragmentation by the reindeer. Large areas were covered by pure stands of *E. nigrum,* which was invading areas grown almost exclusively to lichens.

Moist lowlands. Moist, relatively well drained lowlands, in which the soil was a gravelly loam, supported a dense vegetation. The prominent plants were *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. ssp. *orientalis* Hult., *Poa eminens, Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Carex ?Ramenskii* Kom., *Juncus castaneus* Smith, *Rumex arcticus* Trautv., *Cochlearia officinalis* L. ssp. *oblongifolia* (DC.) Hult., and *Polygonum viviparum* L.

Also in such areas were *Equisetum arvense* L., *Luzula multiflora* (Retz.) Lej., *Artemisia arctica* Less., *Sedum Rosea* (L.) Scop. ssp. *integrifolium* (Raf.) Hult., *Arnica Lessingii* Greene, *Saxifraga punctata* L. ssp. *Nelsoniana* (D. Don) Hult., *Arenaria physodes* (Fisch.), *Claytonia sarmentosa* C. A. Mey., *Papaver alaskanum* Hult., *Lychnis apetala* L., and *Valeriana capitata* Pall.

Where more water was present, the following were prominent: *Poa leptocoma* Trin., *Carex Lachenalii* Schkur, *C. nesophila, Primula tschuktschorum* Kjellm., *Pyrola minor* L., *Pedicularis Langsdorffii* Fisch., *Salix polaris* Wahlenb., *Cochlearia officinalis* ssp. *oblongifolia, Epilobium anagallidifolium* Lam., *Saxifraga punctata* ssp. *Nelsoniana,* and *Caltha palustris* L. var. *arctica* (R. Br.) Huth.

Wet lowlands. In wet meadows and along margins of ponds were dense stands of sedges, including *Eriophorum angustifolium* Honck., *Carex aquatilis* Wahlenb. var. *stans* (Drejer) Boott, and *C. Lachenalii* (Fig. 4). *Arctophila fulva* (Trin.) Anders. grew abundantly in the shallow ponds.

Peat mounds in wet areas were grown largely to mosses, including *Sphagnum squarrosum* Crome, *Polytrichum strictum,* and *Hylocomium splendens.* Other species present on such mounds were *Empetrum nigrum, Rubes arcticus* L., *Cornus suecica* L., and *Carex* ssp. On the lower areas surrounding the mounds mosses and sedges grew, generally to the exclusion of other forms.

Moderately wet areas, sometimes at higher elevations, supported a variety of plants. Among the mosses were *Sphagnum* sp., *Tetraplodon minoides* (Hedw.) BSG, and *Calligeron stramineum* (Brid.) Kindb. Other species were *Poa arctica* R. Br., *Festuca rubra* L., *Arctagrostis latifolia, Luzula arcuata, Salix reticulata* L., *S. ovalifolia* Trautv., *S. crassijulis, Saxifraga Hirculus* L., *S. hieracifolia* Waldst., *Oxyria dignya* (L.) Hill, *Sanguisorba stipulata* Raf., *Cardamine pratensis* L., *Petasites frigidus* (L.), and *Cerastium Beeringianum* C. & S.

Lower slopes. The vegetation of the lower slopes in general resembled that of lowlands having a comparable degree of moisture (Fig. 5). On well drained areas were abundant mosses, lichens, and *Empetrum nigrum, Rubus arcticus, Salix* ssp., *Cornus suecica, Carex* ssp., and grasses. In moister areas, prominent species were *Pedicularis verticillata* L., *Potentilla egedii* Wormskj. var. *groenlandica* (Tratt.) Polunin, *Minuartia arctica* (Stev.) Aschers. & Graebn., *Lagotis glauca* Gaertn., and *Artemisia globularia* Cham.

Higher slopes and mountain tops. The composition of the vegetation on the higher slopes varied with the amount of moisture present and with the character of the



Fig. 4. Wet lowland habitat. Prominent plants shown are *Arctophila fulva* and *Eriophorum angustifolium.*



Fig. 5. Lower slopes, near southeast end of St. Matthew Island

soil. Lichens included *Ramalina scoparia* Vain., *Lobaria linita* (Ach.) Rabenh., *Nephroma arcticum, Stereocaulon vesuvianum* Pers., *Alectoria ochroleuca* (Ehrh.) Mass., *Parmelia omphalodes* (L.) Ach., and *Ochrolechia* sp. Prominent mosses were *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., *Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum fuscescens* Turn., *Bryum* sp., and the hepatic, *Gymnomitrium corallioides* Nees. The vascular plants included *Lycopodium Selago* L., *L. alpinum* L., *Poa Komarovii* Roshew., *P. arctica, Carex podocarpa* R. Br., *Empetrum nigrum, Salix polaris, Senecio atropurpureus* (Ledeb.) Fedtsch., *Sedum Rosea* ssp. *integrifolium, Saussaurea viscida* Hult., and *Polygonum Bistorta* L. ssp. *plumosum* (Small) Hult.

Few species were present on exposed mountain tops. Here, *Dryas octopetala* L. ssp. *punctata* (Juz.) Hult., covered large areas, and willows were common.

There was little soil on high, rocky ridges where frost action had produced pavmenting and rock polygons. Lichens of the genus *Umbilicaria* covered the rocks in situations partially protected from the wind. In less exposed rocky areas, usually at somewhat lower altitudes, mosses and lichens, and *Saxifraga bronchialis* L. ssp. *funstonii* (Small) Hult. were common.

Fauna

Invertebrates. We attempted a general survey of the invertebrate fauna in 1954. Certain organisms occurred in great numbers, but as would be expected on a small island at this latitude, the number of species represented was relatively small. The collections included several undescribed species as well as others of uncertain status.

Aquatic invertebrates abounded in some of the smaller lakes and ponds. A large hydra, not identifiable after preservation, was present on submerged vegetation. A

species of rhabdocoel turbellarian, subsequently described as *Mesostoma andrewsi* Hyman, 1957, was found in wet tundra vegetation and along small streams (the type locality was incorrectly designated in the published description).

Microcrustacea were abundant in small ponds and in other habitats. Of the Copepoda, the suborder Calanoida was represented by two species, *Diaptomus pribilofensis* Juday and Muttkowski and *Eurytemora gracilicauda* Akatova (see Wilson and Tash, 1966). Species of Cyclopoida included *Cyclops kolensis* Lilljeborg, recently determined to have a holarctic distribution (E. B. Reed, Pacific Science, in press). Several species of Harpacticoida were identified by Mrs. M. S. Wilson (personal communication), and *Paracamptus reggiae* Wilson, 1958, was described from this material. One species of Cladocera, *Eurycercus lamellatus* (Müller), has been reported from these collections (Reed, 1962, p. 39). Ostracods were numerous. Among these was the widely distributed *Candona subgibba* Sars, of which the male hitherto was unknown (M. S. Wilson, personal communication).

Amphipods were present in both ponds and small streams, and a large isopod, *Idothoega entomon* (L.), occurred abundantly in the largest lake. Aquatic larvae of insects (Trichoptera and Plecoptera) were common in small streams. The two species of freshwater molluscs recorded were *Pisidium liljeborgi* Clessin and *Gyraulus deflectus borealis* (Westerlund)..

The collection of insects included more than 70 species belonging to nine orders (Collembola, Plecoptera, Trichoptera, Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera, and Siphonaptera). Diptera, Hymenoptera, and Coleoptera, represented by 22, 14, and 8 genera, respectively, were the most abundant. Many of the identified species are of holarctic distribution, or have been recorded from localities in Alaska or in Canada. The Hymenoptera, particularly some of the small, apterous forms, seem to show some tendency toward endemism, although this cannot be certainly determined until the fauna of the amphiberingian region becomes more adequately known (W. R. M. Mason, personal communication).

The insects most in evidence were flies, including *Cynomyopsis cadaverina* (R.-D.), *Cynomya mortuorum* (L.), and particularly *Scatophaga* species. Only one species of biting fly, *Prosimulium ursinum* Edw., was noted. Large bees,*Bombus balteatus* Dahlb., were active on brighter days. Insects were most readily collected on bright or sunny days, when many were attracted to the flowers of *Angelica lucida*. For example, caddis flies (Trichoptera) representing three genera *(Glyphopsyche, Limnephilus,* and *Grensia)* were obtained on these umbels, but only the larvae of *Lepidostoma* sp. were discovered in aquatic habitats.

The spiders obtained were *Erigone arctica* (White), *Bathyphantes pallida* (Banks), and unidentifiable females of two species belonging to the subfamily Erigoninae. No attempt was made to collect free-living mites. *Succinea strigata* Pfeiffer was the only species of terrestrial mollusc observed.

Vertebrates. Four species of freshwater fishes were taken on St. Matthew Island. Trout, *Salvelinus malma* (Walbaum), were numerous in streams and in the largest lake, where they were feeding mainly on isopods. Also present in this lake were two species of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L. and *Pungitius pungitius* L. A partially digested fish from the stomach of a trout was identified as a blackfish, *Dallia pectoralis* Bean, by Dr. N. J. Wilimovsky. Another trout, *Salvelinus alpinus* (L.) is now known to occur on St. Matthew Island (N. J. Wilimovsky, personal communication). A parasitic copepod, *Salmincola* sp., was found commonly on the trout. The numerous endoparasites of the trout have not been identified.

Birds of three species were collected around the St. Matthew Islands on Cook's last voyage (Stresemann, 1949), and additional specimens were obtained by von Kittlitz (1858). Townsend in 1887 mentioned a few species. The ornithological

findings of the Harriman Alaska Expedition were never published, but the records of A. K. Fisher, a member of this party, were incorporated in the list of 36 species reported by Hanna (1917). Twenty-eight species were identified by Klein (1959), who listed in addition seven recorded in the unpublished notes of F. L. Beals. We identified 34 species in 1954, including five not previously recorded from these islands: *Arenaria melanocephala* (Vigors), *Numenius phaeopus* (L.), *Erolia melanotus* (Vieillot), *Erolia bairdii* (Coues), and *Stercorarius pomarinus* (Temminck).

The avian fauna of these islands comprises less than 40 breeding species, among which members of the orders Anseriformes and Charadriiformes predominate. Nearly all are species having a holarctic distribution. One, *Plectrophenax hyperboreus* Ridgway, is endemic, breeding exclusively on these islands. A subspecies of rosy finch, *Leucosticte tephrocotis umbrina* Murie, nests only on these and the Pribilof Islands.

The terrestrial mammalian fauna originally included three species, the polar bear, *Ursus maritimus* Phipps, the arctic fox, *Alopex lagopus* L., and a vole, *Microtus abbreviatus* Miller. The polar bears have been destroyed, and domestic reindeer, *Rangifer tarandus* L., have been introduced.

We found, in trapping extensively in diverse habitats, no evidence of the occurrence of any small mammals besides *M. abbreviatus*, nor did F. H. Fay.

Polar bears were seen on the St. Matthew Islands by members of the Billings Expedition; Sauer (1802, p. 236) remarked that "Several white bears swam around the ship while we weret at anchor, and three of them made many attempts to get up the ship's side; but at length they all swam to the large island." Von Kittlitz (1858), who also observed these animals, concluded (p. 302) that „Diese Thiere werden mit den Eisschollen des Winters in Menge nach den sämtlichen Inseln des Beringschen Meeres gebracht, wo sie zumal auf einer so nördlich gelegenen wie diese leicht in den Fall kommen, auch den Sommer über zurückzubleiben." Elliott (1882, p. 117) estimated that not less than 250 to 300 bears were present on the two larger islands in August, 1874. Nelson and True (in Nelson, 1887, p. 254) considered the polar bears to be permanent residents. Although bears were present on Hall Island as recently as September, 1885 (Townsend, 1887), and some were seen there by Dawson (1894, p. 138) in 1891, none was observed by members of the Harriman Alaska Expedition in July, 1899 (Burroughs, 1902, p. 113). Hanna (1920, p. 121) stated that " . . . bears were found up until sometime in the 90's when a party from the revenue cutter Corwin landed and shot 16." Two bears were reportedly seen on St. Matthew Island by men of the Coast Guard during the winter of 1942–43 (G. W. Playdon, personal communication). Old bear trails, overgrown by vegetation but still visible in 1954 (Fig. 3), attest to the former abundance of these animals.

The occurrence of foxes on the St. Matthew Islands also was first reported by Sauer (1802, p. 236). No further recorded observations appear to have been made until 1899, when members of the Harriman Alaska Expedition collected specimens. Merriam (1900) described the fox from these islands as a distinct species, *Vulpes hallensis* Merriam. It was designated *Alopex lagopus hallensis* by Rausch (1953a). Although this fox is still considered to be an endemic subspecies (cf. Hall and Kelson, 1959, p. 854), the population cannot be geographically isolated because of opportunities for immigration and emigration during the winter when the islands are surrounded by pack ice.

Although the St. Matthew Islands had been designated a National Wildlife Refuge in 1909, reindeer were introduced by the United States Coast Guard in 1944, when on 20 August, 5 males and 24 females from the herd on Nunivak were released on St. Matthew Island. An adequate survey was not made before the introduction, but F. L. Beals (unpublished notes) estimated that the island could support 400 animals. At least 400–500 reindeer were present in the summer of 1954, when damage to the

vegetation was clearly evident locally in the areas utilized as winter range. By the summer of 1957, the reindeer numbered about 1350, and further deterioration of the winter range had taken place (KLEIN, 1959). The herd had increased to about 6000 by the summer of 1963. In the following winter, most died, leaving only 42 by the summer of 1966 (D. R. KLEIN, personal communication). If those remaining are unable to survive, eventual recovery of the vegetation on St. Matthew Island can be expected.

The species of marine mammals observed in surrounding waters or identified from remains found on the beaches have been listed by HANNA (1920) and by KLEIN (1959). In addition, we found the skull of a harbor porpoise, *Phocaena vomerina* (Gill), on the beach of St. Matthew Island. COOK (1822, p. 693) reported seeing sea otters there on 23 September 1778.

Notes on the Biology of *Microtus abbreviatus*

The first published reference to the occurrence of microtine rodents on the St. Matthew Islands appears to be that of MAYNARD (1876), who mentioned (p. 19) that "lemming" were present. TOWNSEND (1887, p. 97) discussed the vole briefly under the name *Arvicola obscurus* Eversmann [= *Arvicola obscura* Eversmann, 1841 = *Microtus arvalis obscurus* (Eversmann, 1841)]. The single specimen obtained by TOWNSEND on Hall Island in September, 1885, provided the basis for the description of *M. abbreviatus* by MILLER (1899). Additional specimens were collected on both Hall and St. Matthew Islands in July, 1899, by the Harriman Alaska Expedition. *M. abbreviatus* was redescribed from this material by MERRIAM (1900), who at the same time distinguished the vole on St. Matthew Island as a subspecies, *M. abbreviatus fisheri* Merriam.

The observations reported here concern *M. abbreviatus fisheri*, of which we collected 238 in 1954, besides the 12 captured alive. The offspring of the captives were studied in the laboratory. In 1963, F. H. FAY examined 12 voles in the field and brought two males alive to the laboratory.

General Characteristics: *Microtus abbreviatus* is a relatively large, short-tailed vole closely resembling *M. gregalis* Pallas in external characteristics. In adults, the length of the tail ranged from 27 to 32 mm, comprising from 15. 8 to 18. 8 per cent (av. ca. 17 per cent) of the total body length. The maximum size recorded for males was 78.9 g with a total length of 176 mm, and for females (non-pregnant), 76.3 g with a total length of 171 mm. In captivity the males tend to become heavier, because of accumulated fat. The maximum weight recorded for a laboratory-reared animal was 92.4 g for a male 9 months, 11 days old. None of the captive females equaled the largest wild females in weight.

Adult voles in fresh pelage (late August — early September) are rather brownish dorsally (near Saccardo's Umber; capitalized names of colors are according to Ridgway, 1912), shading to more ochraceous (near Clay Color) on the sides, rump, and anterior part of the face. The ear-tufts likewise are more ochraceous. Dorsally, the feet are paler, near Buffy Brown. The ventral surface, including that of the tail, is buffy. A single melanistic individual was trapped on 29 August 1954. This animal, an adult female weighing 62.9 g with a length of 169 mm, was black dorsally, with a slight brownish tinge on the sides. The ear-tufts, face, and dorsal surface of the feet were brownish.

Both in color and pattern, *M. abbreviatus* is very nearly indistinguishable from *M. gregalis miurus* Osgood (from the Kenai Peninsula, Alaska). *M. g. miurus* tends to be slightly more greyish ventrally and on the dorsal surface of the tail and feet,

Fig. 6. Vole in watchful position at mouth of burrow

Fig. 7. View to the northwest across lowlands near southeast end of St. Matthew Island. The largest lake is at upper left. Zones of optimum habitat of *M. abbreviatus* here in 1954 are: A = *Elymus* zone on beach ridge, B = zone of driftwood, C = lowland with greatest density of population. Distance from highland to highland is about 6 km.



Fig. 8. Driftwood zone along north beach

and lacks the well defined ochraceous area on the sides of the face in *M. abbreviatus fisheri.* MERRIAM (1900) stated that *M. a. abbreviatus* tends to be more grey than *M. a. fisheri.*

During the time of our observations, the voles were diurnally active under all conditions of weather excepting heavy rain. Their behavior in general was similar to that of *M. gregalis* on the Alaskan mainland. In walking through areas densely populated by *M. abbreviatus,* one was preceded by the voles' high-pitched, musical call, possibly a sound of alarm. This call was usually made by the animals just before they entered the burrow (Fig. 6). However, captives often uttered a similar sound when undisturbed. As noted in the captive colony, these voles also made a squeaking sound when fighting, copulating, or when handled. Wild voles rarely attempted to bite when captured.

Habitat: In late summer of 1954, when the density of the population was high, the voles occurred in maximum numbers in the moist lowlands and on the lower slopes. They also were numerous in the *Elymus*-association along beach ridges (Fig. 2) and in the zone of driftwood along the lowland separating the largest lake from the sea (Figs. 7 and 8). They did not inhabit the dry lowlands nor areas with much standing water, although large colonies were sometimes located along the banks of small streams or around seepages on the slopes. The voles were never observed in water, nor were any runways found which passed in part through shallow water as, for example, one often finds in wet habitat occupied by *M. oeconomus* Pallas.

On the higher slopes, favorable habitat was occupied to elevations of about 245 m. The colonies were in moist, well drained situations as well as around water-filled depressions or seepages. Burrows were made in rocky outcroppings adjacent to well vegetated areas, but not in rocky places where vascular plants were few.

In the summer of 1963, when the voles were scarce, F. H. FAY found residual colonies in the driftwood bordering the north beach, and on some of the lower slopes, and he observed that much previously occupied habitat in the lowlands had been badly damaged by the activity of the reindeer.

In 1954, in areas of optimum habitat the burrows were numerous and close together, with few exposed runways (Fig. 9). The appearance of such areas in general resembled that of alpine habitat occupied by *M. gregalis*. In the zone of driftwood, the voles' runways extended across open areas from one burrow to another, but rarely exceeded a few meters in length.

In the moist, gravelly loam of the lowlands, burrows had been excavated at depths from 10 to 20 cm beneath the surface. Interconnected systems extending over areas of 4.5 to 6 m in diameter were evidently occupied by family groups. Each system had several openings to the surface, around some of which were accumulations of feces. No cavities containing feces were found underground. Nest chambers contained dry grasses and sometimes the dried roots of *Elymus*. Larger excavations, as much as 50 by 26 cm, still empty in mid-August, presumably were chambers for storage of food.

Feeding and Diet: The voles fed at any time during the day. Emerging cautiously from the burrow, individuals would at first sit erect and look about, at the same time uttering their characteristic call; if not alarmed, they would begin to feed in an apparently random manner in the vicinity of the burrow (Fig. 10). After feeding briefly, they often ran quickly to the burrow, only to emerge soon and resume their former activity. Nothing was learned of their behavior at night.

Their diet undoubtedly included a variety of plants, but few were identified through observation of feeding. Often in dense stands, young growth of a grass, *Deschampsia caespitosa*, was heavily utilized. Other important species were *Artemisia arctica, Rumex arcticus, Salix ovalifolia, S. crassijulis*, and especially, *Sedum Rosea*. One animal was seen eating the flowers of *Saxifraga Hirculus*.

Diet in captivity. At the time the voles were brought to the laboratory, we had not yet established a standardized method for the maintenance of microtine rodents in captivity. The diet provided was excessive in variety and consisted of about equal



Fig. 9. Typical burrows of *M. abbreviatus*



Fig. 10. Vole feeding near burrow. Prominent plant is *Sedum Rosea* ssp. *integrifolium.*

parts of cracked corn (maize), rolled oats (oatmeal), compressed dry pellets of alfalfa, and a ration in pellet form (commercially prepared for laboratory mice). Head lettuce was supplied daily, and carrot was always available. The animals received no water besides that contained in the lettuce and carrot.

Reproduction and Development

In the field 133 females and 105 males were examined. The observed range in size, as indicated by weight, is shown in Fig. 11. The distribution according to body length was comparable, but only about 100 (those prepared as museum specimens) were measured. Four cohorts of young animals evidently were present, of which the largest probably represented the first summer (June) litters.

As determined by the presence of placental scars or embryos, or by other findings, 30 of the 133 females (23 per cent) were breeding during the summer of 1954. These ranged from 45 to 77 g in weight; none of smaller size was sexually mature. Three weighing more than 45 g (45.7; 46.7; 47.8) had not attained sexual maturity. The 21 females whose weights exceeded 55 g were considered to be adults born in summer, 1953, or in the case of the largest, possibly earlier.

Placental scars were present in 20 animals. Of these, accurate counts could not be obtained in two, and ten scars were found in a pregnant vole containing five embryos. Of the remaining 17, 13 had from two to seven scars, probably indicating the birth of a single litter, while four had 10, 11, 12, and 18, respectively, indicating birth of two or three litters. The average number of placental scars was about 7 (6.9). A highly vascular uterus in two animals (62.4 and 67.2) probably was an indication that they were in condition for breeding. One enlarged uterine horn was noted in a subadult

(45.0 g) in which evidence of pregnancy otherwise was not detected. A relatively high proportion of the females was apparently uniparous; this suggests that breeding had been suppressed after they had produced a litter in the spring.

Since the annual period of breeding of *M. abbreviatus* can be expected to extend from late May to about mid-August, our observations were undertaken too late in the season to find many pregnant animals. Five were captured during the period 5—10 August, and three, late in the month (18th, 25th, and 29th). All but one of the pregnant voles were adults, ranging in weight from 60.4 to 77 g; the exception, possibly a subadult, weighed 47.1 g. The three collected in late August were large adults. The number of embryos ranged from five to seven (five in two animals; six in three; seven in three), with an average of about six. Two of those pregnant were lactating.

The findings in one of the pregnant voles were unusual. This animal, trapped on 29 August and weighing 77 g, contained five embryos, of which one was being resorbed. The remaining four were ostensibly normal, but two were twins (i. e., both attached to a single placenta of characteristic size and appearance). The twins were small, 17 mm in crown-rump length, while the other two measured 22 mm in this dimension.

The series of 105 males included 11 adults, readily distinguishable by their large size (Fig. 11). Weights of these ranged from 65.5 to 78.9 g, whereas weights of young of the year did not exceed 51.6 g. All of the adult males were in breeding condition, with testes measuring from 13.0 to 14.5 by 7.5 to 9.5 mm. Seven of the latter were collected during the period 5—19 August, and the remainder from 25 August to 2 September. As indicated by testicular size (11 to 13 by 6 to 9 mm), only three subadults appeared to have been capable of breeding; these weighed 40.7, 46.3, and 48.8 g.

Captive animals. Captured as subadults, the voles did not begin to breed in the laboratory until early spring of 1955. In the meantime, one had been used experimentally, and a female died on 6 March 1955. Of the remaining five pairs, only two produced young, and most of the litters obtained were the offspring or descendants of a single pair. Because of high mortality, discussed below, and lack of reproduction, the colony could not be maintained after late 1957.

The voles were paired in the winter of 1954—55, in cages containing wood shavings as litter, and cotton for nesting. Two pairs showed signs of breeding around 1 March 1955; the males pursued the females persistently, both uttering squeaking sounds at frequent intervals. Copulation was observed in one cage on 1 March, but the two pairs did not produce young until 3 April and 28 May, respectively. On 6 May, the largest of the original males weighed 100 g.

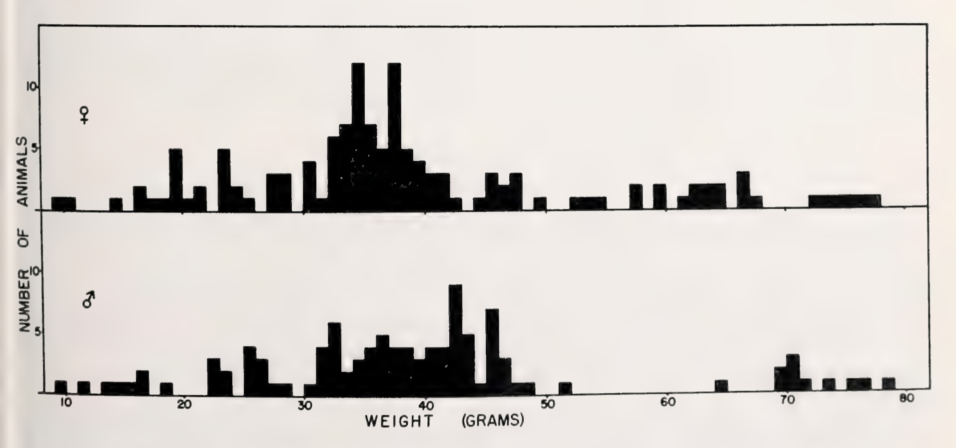


Fig. 11. Distribution by weight of 238 specimens of *M. abbreviatus*

The voles constructed rather large, rounded nests in which the young were concealed. Both parents attempted to defend the young when the nest was disturbed, but the female was the more aggressive. As indicated by the shortest intervals between litters, the gestation period was 21 days (two observations). The litters were in general rather widely spaced, and productivity was low compared with results obtained with other microtine species under the same conditions. In all, the colony produced 65 young in 26 litters. Size of litters ranged from one to five, with a mean of only 2.5 and a mode of 2. A comparable, consistent reduction in average size of litters of captives as compared with that recorded in wild individuals has not been observed by us in other species. This probably was a manifestation of the lowered vitality characteristic of this colony of *M. abbreviatus.*

The weight of the voles at birth was not determined; average individual weights for a litter of four during the first weeks of life were as follows: seven days, 7.5 g; 14 days, 11.4 g; 21 days, 18,8 g; 26 days, 25.0 g. Growth-curves obtained after the animals reached an age of about a month were considered to be atypical, as explained below.

The young were well furred by the sixth day, by which time they usually ran from the nest when disturbed. The eyes opened on the llth day, and the animals were weaned by about the 15th day. The first molt, from juvenile to subadult pelage, began at an age of about a month, and molt into adult pelage began at about three and one-half months. The minimum time required for the voles to attain sexual maturity was not determined, since reproduction invariably was delayed until the animals were several months old.

Fluctuations in Numbers

The few recorded observations indicate that under natural conditions the numbers of *M. abbreviatus* fluctuate widely, but whether the fluctuations are regularly cyclic cannot be demonstrated from existing data. Maynard (1876) and Elliott (1882) provided no information about numbers of voles they observed. Many burrows were found on Hall Island in September, 1885, by Townsend (1887); that he secured only one specimen (p. 97) probably indicates that voles were scarce. They evidently were numerous when the Harriman Alaska Expedition visited the islands on 14—15 July 1899. Many runways were seen in July, 1916, by Hanna (1920), who stated that evidence of recent activity was not present. Beals (unpublished notes) recorded on 1 July 1944 that the voles were "abundant everywhere" on St. Matthew Island. The population had probably attained near maximum density on St. Matthew Island in the summer of 1954, but it was again "very low" in July-August, 1957 (Klein, 1959, p. 44). F. H. Fay observed only small, isolated colonies in July, 1963.

Predation

The predators of *M. abbreviatus* represent few species, of which the most important are the arctic fox, the long-tailed jaeger, *Stercorarius longicaudus* Vieillot, and in some years, the snowy owl, *Nyctea scandiaca* (L.). Voles might be taken occasionally by glaucous gulls, *Larus hyperboreus* Gunnerus, which nest on the islands, and perhaps also by migrating jaegers of other species [*S. pomarinus* and *S. parasiticus* (L.)]. No doubt the polar bears consumed many voles in summers when the rodents were abundant.

As would be expected, voles were a major food for young foxes in the dens during the summer of 1954. Foxes were observed hunting in areas having high populations

of voles, and a female shot on 27 August, as she was approaching a den with food, was found to be carrying nine recently killed voles. During July, 1963, when voles were few, F. H. Fay found that the foxes were eating carrion, primarily reindeer, and young birds. He found no voles in the stomachs of the 17 foxes he examined.

Both long-tailed jaegers and snowy owls appear to be erratic in their occurrence on the St. Matthew Islands. A long-tailed jaeger containing two voles was shot by A. K. Fisher on 14 July 1899 (Hanna, 1917, p. 407). No jaegers were observed by Hanna in 1916. Beals found long-tailed jaegers to be "occasional" in June, 1944, and to be seen "frequently" in July. They were not recorded in 1957 by Klein (1959). At least one was seen by F. H. Fay in 1963.

During August, 1954, long-tailed jaegers were common. They were feeding largely upon the abundant berries of *Empetrum nigrum*, and none was observed attempting to capture voles. However, they occasionally carried away dead voles in mouse-traps.

Snowy owls may be numerous in some years. According to A. K. Fisher (cited in Hanna, 1917), "several" were seen on Hall Island in July, 1899, where a nest containing four young was found. Hanna (1917) saw only traces of owls (feathers and regurgitated pellets). F. L. Beals stated that owls were numerous in 1944. We observed none in 1954 and found only a single regurgitated pellet of considerable age; as indicated by its small size, it probably came from a hawk. No snowy owls were seen by Klein or by Fay.

Parasites and Disease

Few abnormalities and no evidence of disease caused by microorganisms were found in the examination of 228 voles on St. Matthew Island in 1954. A recently weaned vole (12.0 g) was found dead, but the cause of death was not determined. Small areas of focal necrosis of unknown origin were found in the liver of three animals, all subadults. One vole had lost the greater part of the tail, and one exhibited a healed fracture of a zygomatic arch. Ectoparasites were not abundant, and the helminth fauna included only species regularly found in *Microtus* spp. at higher latitudes (cf. Rausch, 1957). The captive animals were affected by various disorders, most important of which were epithelial papillomatosis of the stomach and a pulmonary disease of probable bacterial origin.

Helminths. The following species of helminths were recorded from *M. abbreviatus:* (Cestoda) *Paranoplocephala omphalodes* (Hermann, 1783) in 16 (7 per cent); *P. infrequens* (Douthitt, 1915) in 5 (2.2 per cent); *Andrya macrocephala* Douthitt, 1915, in 14 (6 per cent); *A. arctica* Rausch, 1952, in 23 (10 per cent); unidentified cestodes (immature anoplocephaline species) in 6 (2.6 per cent); *Taenia crassiceps* Rudolphi, 1810 (larval stage) in 2 (0.8 per cent); (Nematoda) *Heligmosomum costellatum* (Dujardin, 1845) in 147 (64.5 per cent). Data on the occurrence of intestinal parasites in relation to age (weight) of the host are summarized in Table 2.[1]

The young voles might be exposed to infection by these helminths soon after they are weaned, probably at an age of 15 to 20 days. The life cycle of the nematode, *H. costellatum,* is direct, and infective larvae might be numerous wherever feces are deposited by older animals. That exposure to these larvae occurs relatively early in life is indicated by the finding that more than half of the younger animals were infected by the time they had reached an age of about 4–6 weeks (25–35 g). Thereafter the rate of infection increased with age, as did the average number of worms per infected animal (Table 2).

[1] Subsequent study of these nematodes by Dr. A. Chabaud and his coworkers at the Muséum d'Histoire Naturelle, Paris, indicates that the species is not *H. costellatum,* but evidently an undescribed species of *Heligmosomum.*

Table 2

Occurrence of helminths in *M. abbreviatus* according to age (weight) of host

Weight Class (grams)	Total voles per class	Number negative for helminths	*H. costellatum*			Cestodes
			Number Infected	Number per animal Range	Number per animal $\overline{M}$	Number Infected
6–15	7	7	0	–	–	0
16–25	30	26	1	–	–	3
26–35	61	17	38	1– 30	6.3	11
36–45	79	11	63	1– 34	8.5	13
46–55	20	1	18	1– 22	5.9	9
56–65	12	2	9	2– 49	11.5	5
66–80	19	0	18	1–149	22.9	11
Totals	228	64	147			52
		(28%)	(64.5%)			(22.8%)

The highest rates of infection with *H. costellatum* were observed in voles taken in well drained, heavily vegetated areas. Lowest rates of infection for helminths of all species were recorded in animals from the zone of driftwood along the north beach.

The cestodes from the intestine of the voles were all anoplocephaline species whose infective stage presumably occurs in oribatid mites. Thus, exposure to infection could be expected as soon as the young voles begin to feed around the burrows. Immature specimens of *A. macrocephala* (50 to 90 mm long, with as many as 250 segments) were found in three voles in the weight range of 16—25 g, indicating that infection had occurred soon after weaning. A gravid specimen of *A. macrocephala* (152 mm long) was found in one animal weighing only 28.4 g (see below). Excluding the small, immature cestodes, which were not identifiable, the average number of each of the respective species of cestodes was less than two per infected vole. The number of immature cestodes occurring with a single gravid specimen (excluding *P. infrequens,* which is found usually in the ileo-cecal valve) ranged from one to three per animal in all cases but one, when six were present. In one instance, four gravid specimens of *A. arctica* were present; otherwise, the number of gravid cestodes of a single species did not exceed two per animal. As with *H. costellatum,* the rate of infection with anoplocephaline cestodes increased with age of the host, but there was no comparable increase in average number of worms. Mutiple infections, comprised of gravid cestodes of two species, were observed only in the oldest animals (weight range 65—80 g), with the following combinations: *P. omphalodes* and *P. infrequens,* two voles; *P. omphalodes* and *A. arctica,* one; *P. infrequens* and *A. arctica.* one. More than half of the voles infected by anoplocephaline cestodes also harbored *H. costellatum.*

T. crassiceps is one of the species of cestodes for which microtine rodents serve as intermediate host and which occur as adults in animals regularly preying upon such rodents. In the intermediate host, *T. crassiceps* reproduces asexually by means of exogenous budding; the resulting aggregations of vesicles usually are found subcutaneously or in the thoracic or abdominal cavities of voles. The two infected specimens of *M. abbreviatus* were large adults (71.8 and 76.9 g), having respectively 150 and 470 discrete vesicles situated subcutaneously in the ventral thoracic region.

Adverse effects attributable to helminthic infection were noted in only one case. A subadult vole (28.4 g), found sitting in a crouched position with erected hair, made no attempt to escape when approached. Examination disclosed a large specimen of *A. macrocephala* (152 mm long; 5 mm maximum width) which had passed from its

normal habitat in the small intestine into the lower part of the alimentary canal. Partially protruding from the anus, the cestode was occluding the lower intestine, with the result that death of the vole probably would have ensued within a few hours. Another vole (33.0 g) harbored two large specimens of *P. omphalodes,* one of which was in the cecum. Cestodes of certain species, including *A. macrocephala,* evidently are lost spontaneously in the autumn (Rausch and Tiner, 1949). Massive infections caused by the larval *T. crassiceps* might sometimes hamper the movement of the host sufficiently to increase susceptibility to predation.

Certain species of helminths of wide distribution in the North Pacific region were not found in voles on St. Matthew Island. Among these were two taeniid cetodes, *Taenia polyacantha* Leuckart, 1856, and *Echinococcus multilocularis* Leuckart, 1863. Both occur on the Pribilof Islands and on St. Lawrence Island, where the arctic fox and microtine rodents serve respectively as their final and intermediate hosts. One vole captured in 1954 was exposed to infection by *E. multilocularis* and examined 12 days later. Sections of the liver showed extensive leukocytic infiltration of areas invaded by the embryos, the development of which evidently had been suppressed.

Further interactions between final and intermediate hosts of some helminths on St. Matthew Island are indicated in Table 3, which summarizes findings in arctic foxes.

Ectoparasites. Fleas found on *M. abbreviatus* were *Amalaraeus penicilliger dissimilis* Jordan, a holarctic species which has been recorded from various microtine rodents, and *Megabothris groenlandicus* (Wahlgren), a nearctic species mainly on varying lemmings *(Dicrostonyx)* (Holland, 1963). Both have been recorded from *M. gregalis* in Alaska (Rausch, 1964). Parasitic mites included *Haemogamasus alaskensis* Ewing, *Laelaps (Hyperlaelaps) kochi* Oudemans, and *Laelaps clethrionomydis* Lange. *L. clethrionomydis* is a palaearctic species associated with *Microtus gregalis* over much of Eastern Siberia (Goncharova, 1956).

Table 3

Some parasite-host relationships as indicated from helminths in 22 arctic foxes on St. Matthew Island

Species	Number foxes Infected	Intermediate host
Cestoda:		
Schistocephalus solidus (Müller, 1776)	1	*Pungitius pungitius*
Diphyllobothrium spp.	7	*Salvelinus* spp.; possibly *Dallia pectoralis*
Mesocestoides sp.	9	*Microtus abbreviatus*
Taenia crassiceps (Zeder, 1800)	11	*M. abbreviatus*
Nematoda:		
Toxascaris leonina (von Linstow, 1902)	20	None
Uncinaria stenocephala (Railliet, 1884)	21	None
Acanthocephala:		
Corynosoma sp.	1	Marine fishes

Disease in captive voles. The 11 voles remaining in the autumn of 1954 passed the winter in apparent good condition. One of the original females died of undetermined causes in March, 1955, but losses for several months thereafter were few, not exceeding the level usually observed in colonies of microtine rodents in captivity. Only two of the original pairs reproduced, and we resorted to inbreeding in an effort to perpetuate the colony. As a result, most of the voles born in captivity were descendants of two litters produced by one pair. Heavy losses from disease occurred in 1956—57, as described below. In addition, five animals died of hyperthermia following malfunction of the heating system in the laboratory in November, 1956.

After producing a litter of four in April, the female of the first pair died on 30 September 1955, at an age of more than a year (all of the original animals having been born in spring or early summer of 1954). In this animal was found neoplastic involvement of the stomach, a condition which proved to be squamous-cell carcinoma. The male was normal when killed by hyperthermia at an age of more than two years. Gastric tumor did not occur in members of the litter (four females) produced by this pair, all of which lived for more than a year. However, one of these females was mated with an F_2 male descended from the second original pair, and produced a litter of two. These, a male and a female, died of pulmonary disease in September, 1957, at an age of 10 months; the female was found to have a gastric tumor. The father of this litter died on 8 March 1957 of the effects of gastric tumor.

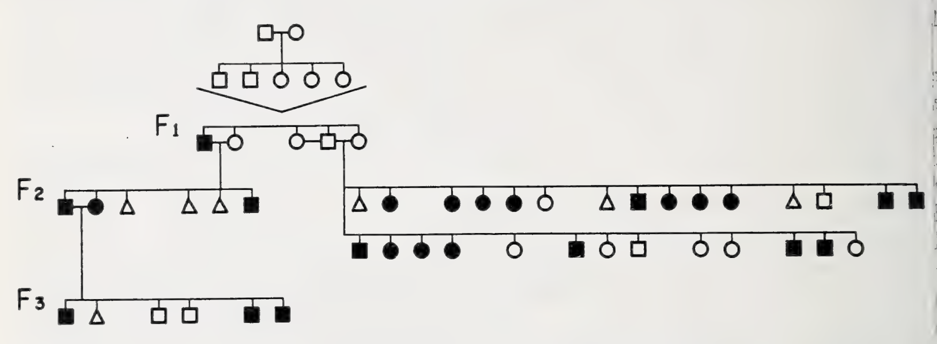


Fig. 12. Observed occurrence (solid symbols) of epithelial papillomatosis of the stomach in the descendants of a single pair of voles from St. Matthew Island

On 4 August 1956 the female of the second pair died, at an age of more than two years, after having produced only two litters (5 May and 9 July 1955). Her spleen contained a large nodule (10 by 8 mm), and focal lesions were present in the liver. The histological findings were consistent with malignant lymphoma (Hodgkin's disease) (Dr. James G. Bridgens, personal communication), a disorder not observed again in any of these voles.

The two litters produced by the second pair consisted of two males and three females. After having been kept in a single cage, they were separated for breeding (♂♀ and ♂♀♀) on 30 September 1955. Beginning in November, 1955, and April, 1956, respectively, the two pairs (one female killed by heat evidently did not breed) produced 34 individuals in 12 F_2 litters. As shown in Fig. 12, epithelial hyperplasia of the stomach occurred in a high proportion (at least 59 per cent) of the F_2 generation. Gastric tumor was the cause of death of 14 animals, and the disorder was found also to exist in six of 11 animals which died of pulmonary disease in September, 1957. Besides the five of the latter group dying of pulmonary disease, one died of hyperthermia, one as a result of dental abnormalities, and one was killed by another vole. Three died soon after birth, and three others also died of unknown causes.

Of the five voles comprising the F_1 generation from the second original pair, all but one lived for more than a year. Causes of death were: ♀, undetermined, March, 1956; ♀, hyperthermia, November, 1956; ♂, gastric tumor, 21 January 1957; ♂♀, pulmonary disease, September, 1957. Epithelial hyperplasia of the stomach was found only in the one animal. One sibling pair of the F_2 generation produced three litters of two each (Fig. 12). Of these, one died of unknown causes at an early age, one of dental abnormalities, and one was killed by another vole; gastric tumor caused the death of two males, and this condition was found in a third which died of pulmonary disease. No F_4 litters were obtained.

Thus, extensive gastric tumor was noted in 25 of the 65 voles born in captivity as well as in one of the 12 animals captured on St. Matthew Island. Since diagnosis was based initially upon macroscopic examination of the animals, early stages of epithelial hyperplasia might have been overlooked. For example, in the case of the vole killed for experimental purposes on 10 October 1954 after having been in captivity for little more than a month, foci of early epithelial hyperplasia with hyperkeratosis and papillomatosis were found in histological sections of the ostensibly normal stomach. Consequently, the actual rate of disease could have been higher than that indicated. Presumably, all affected animals would have died as a result of the gastric disorder, had not other causes of death intervened. The life span of 18 voles which died as a direct result of gastric tumor ranged from 6 to 17 months, with an average of about 11.2 months.

The age at which changes first occurred in the gastric epithelium of laboratory-reared animals was not determined, since younger individuals were not killed for examination. However, few of the F_2 generation exhibited a normal pattern of growth. For voles found to be free of gastric disease, the normal weight at an age of about one year was 60 to 70 g. In a series of seven animals, for example (two litters of the F_2 generation, born 31 May and 29 June 1956), all of which died of gastric disease, growth was significantly retarded after an age of about three months. Some decrease in rate of growth during the fall and winter is characteristic, but the expected vernal increase did not occur over the period February – May, 1957. None of the four of the older litter weighed more than 40 g at the age of a year (one which died on 30 May 1957 weighed only 29.3 g). Some affected animals attained a normal body-length (150 to 175 mm), perhaps indicating later onset of disease, or earlier lesions so localized as to impair gastric function but little. Total weights of animals with advanced disease could be misleading, since the enlarged stomach frequently made up a high proportion of the total (see below).

Based upon diagnoses provided by Dr. James G. Bridgens, the histopathological description of the gastric lesions may be stated as follows:

The lesion was a well differentiated epithelial papilloma, characterized by marked papillary formation and extensive production of keratin (Fig. 13). The hyperplastic epithelium formed prominent papillary folds covered by a thick layer of keratin and some parakeratin. Lesions were usually benign, with varying degrees of associated inflammatory change. In some, usually those of longer standing, transformation to a well differentiated squamous-cell carcinoma had occurred. Malignancy was of low grade, but invasion of the underlying tissues by cells showing variation in size, shape, and staining reaction was evident in some areas. Moderate infiltration of the submucosa



Fig. 13. Photomicrograph of tissue section showing typical gastric lesions in stomach of *M. abbreviatus.* Keratinized papillary folds at top project into gastric lumen

and muscularis by lymphocytes and macrophages was frequently seen. Necrosis and abscess formation were not unusual.

A brief description of the structure of the normal stomach of *M. abbreviatus* is necessary to permit an understanding of the mechanism of pathogenesis. As typical for species of *Microtus* (e. g., *M. gregalis* and *M. oeconomus),* the stomach consists of an oesophageal sac on the left, a round glandular area in the fundus, and a pyloric sac (Fig. 14). Although the oesophageal chamber is capable of considerable distension, the stomach in captive voles receiving a concentrated diet generally varies little in size as compared with that of wild voles. In *M. abbreviatus,* the filled stomach fixed *in situ* is about 25 mm in greatest length (fundus to tip of oesophageal sac). The oesophagus enters on the lesser curvature about half way down the length of the oesophageal chamber. The latter is more or less cylindrical, rounded at the proximal end, and about 10 mm in diameter. The pyloric chamber is somewhat rounded, comprising about a third of the volume of the organ. The anterior (dextral) portion of the wall of the oesophageal sac extends posteriad, forming a septum between the two chambers; the margin of the oesophageal chamber extends toward the left of the glandular area in the fundus, where it bends to the right and terminates in a thickened edge, thereby leaving a somewhat U-shaped passage about 5 mm in diameter between the two chambers. At the edge of the glandular area in the fundus, the epithelium of the oesophageal sac terminates in a row of flattened fimbriae which, directed dextrally, slightly overlap the margin of the glandular area. The latter area is concave on its inner surface, 9 to 10 mm in diameter, and surrounded on the pyloric margin by a low ridge derived from the adjacent (non-glandular) mucous membrane.

The oesophageal chamber, including the fimbriae, is lined by stratified squamous epithelium; the edge of that portion forming the septum between the two chambers is muscular, and the radial arrangement of its fibers indicates a capability for considerable modification of its relative position. Stratified squamous epithelium also lines the pyloric chamber, except for a narrow, glandular strip (ca. 5 mm long by 1 mm wide) extending along the lesser curvature as a continuation of the duodenal glands from the pylorus. At the juncture with the duodenum a markedly thickened muscularis forms a pyloric ring. Folds of stratified squamous epithelium are present in the pylorus. Throughout the stomach, keratin thinly overlays (ca. 0.010 to 0.020 mm thick) the stratified squamous epithelium. The glandular area in the fundus is as much as 1.5 mm in thickness.

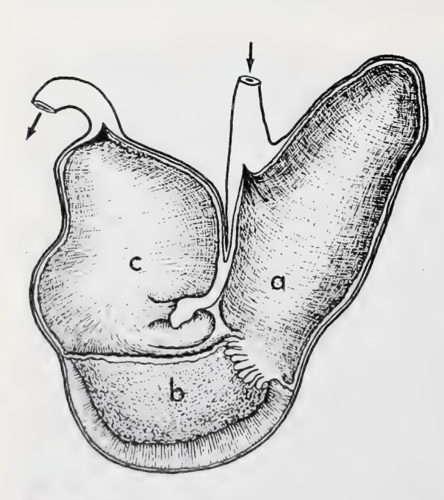


Fig. 14. Diagram of normal stomach of *M. abbreviatus* (captive), showing gross structure — a = oesophageal chamber, b = glandular region of fundus, c = pyloric chamber

In *M. abbreviatus* the massive papillary tumors caused mechanical impairment of gastric function. The findings in less advanced cases suggested that the epithelium first became hyperplastic in the pyloric chamber and around the passage between it and the oesophageal chamber (Fig. 15). Stenosis of the opening between these chambers was often observed, as was occlusion of the pylorus. In older affected animals, the squamous epithelium was almost totally hyperplastic, with the lumena of both gastric chambers largely filled by projecting papillae (Fig. 16). Such papillae, heavily keratinized, attained lengths of 8 mm and greater. The epithelium

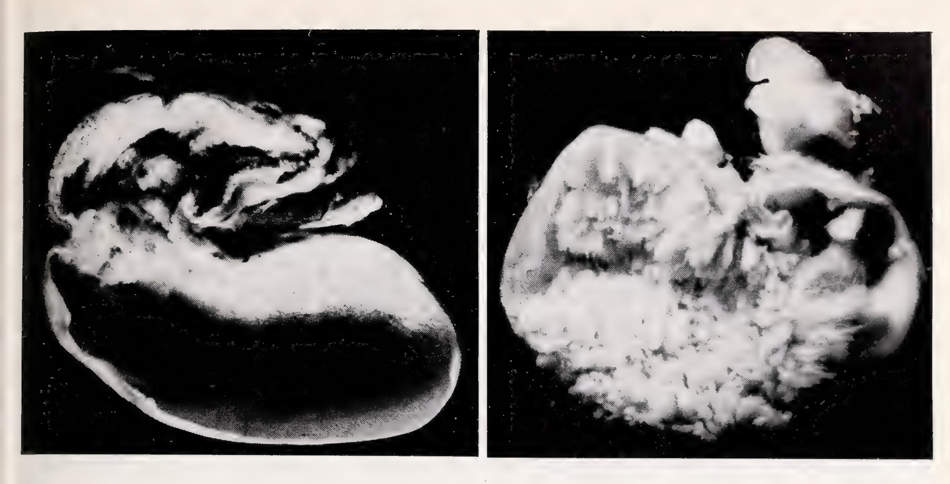


Fig. 15. Stomach of *M. abbreviatus,* showing early stage epithelial hyperplasia involving pyloric chamber and opening of oesophageal chamber. Latter was much distended by impacted food. — *Fig. 16.* Stomach of *M. abbreviatus,* showing advanced papillary formation.

of the oesophageal sac was usually less involved, giving the impression that it became progressively hyperplastic from the base anteriad. Involvement of the oesophagus was never observed. In cases of longer duration, the stomach was found always to have become enlarged; such enlargement was in part due to thickening of the gastric mucosa, but mainly was a reuslt of great distension of the oesophageal chamber with retained ingesta (Fig. 17). The glandular area in the fundus was never directly involved in the

Fig. 17. Diseased stomach of *M. abbreviatus, in situ.* Arrow indicates areas of secondary inflammation and abscess formation. The oesophageal chamber is much distended.

pathological process, but hyperplasia of the fimbriae and gastric distention sometimes caused a degree of pressure atrophy of its margins.

In voles with advanced disease, subserosal nodules produced by secondary inflammation were frequently observed (Fig. 17). Such inflammation occasionally also involved the upper duodenum near the pylorus. Metastases to other organs were not noted. Secondary complications other than inflammation were unusual. In one case, an abscess 20 mm in diameter arose from the pyloric region on the greater curvature. Occasionally, hairs the voles had ingested were found to have become lodged deeply among the papillae, sometimes evoking a foreign-body reaction; the process in at least one case evidently led to perforation of the gastric wall and peritonitis. A yeast-like fungus, *Candida albicans* (Robin, 1853), was sometimes found in the gastric lesions. Obtained in pure culture, this organism was highly pathogenic for laboratory mice (*Mus*) when injected intraperitoneally.

Aside from the physical deterioration observed in the diseased voles for some time before death, such animals usually exhibited a wetness about the mouth which was pathognomonic for gastric tumor. This sign, possibly present due to gastric obstruction, generally appeared some weeks before death, in one case as early as 2 February in an animal that died on 17 April.

Spontaneously occurring papillary tumors of the gastric epithelium or squamous-cell carcinoma of the stomach evidently have been observed rarely in microtine rodents. The only published record appears to be that of Cosgrove and O'Farrell (1965), who found epithelial hyperplasia frequently in *Microtus (Pitymys) pinetorum* (Le Conte), in Tennessee. The affected animals had been held in captivity. The lesions in some instances appeared to have been associated with chronic gastritis, possibly secondary to gastric obstruction. However, hyperplasia and squamous-cell carcinoma of the stomach can be readily induced in laboratory mice (*Mus*) by means of carcinogenic agents (Stewart, 1941).

The cause for the high rate of gastric disease in *M. abbreviatus* has not been determined. That a carcinogenic agent was introduced inadvertently in the laboratory is possible, but gastric lesions were extremely rare in other microtine rodents born in the laboratory and kept under similar conditions. From September, 1951, to January, 1966, for example, we recorded *post mortem* findings in 2334 such rodents (not including new-born and small immatures) which had been killed for experimental purposes or had died of various disorders. This series was made up of: *Clethrionomys rutilus* Pallas, 251; *Dicrostonyx torquatus* Pallas ssp., 320; *Lemmus lemmus* Linnaeus, 17; *L. sibiricus* Kerr (including hybrids, *L. sibiricus* x *L. lemmus*), 1082; *Microtus oeconomus* Pallas ssp., 520; *M. pennsylvanicus* Ord, 49; *M. gregalis* Pallas, 95. Among these, hyperplasia of the gastric epithelium was recorded only once, in a specimen of *L. sibiricus* which died on 11 April 1958. Involving mainly the pyloric part of the stomach, the lesion was histologically similar to those found in *M. abbreviatus;* however, an area of acute ulceration was present, and inflammation was more extensive than that observed in lesions in *M. abbreviatus*. Assuming that early-stage lesions might have been overlooked in some of these animals, the rate of occurrence of gastric tumor was nevertheless extremely low compared with that observed in *M. abbreviatus*.

Since the voles on St. Matthew Island comprise a population that is probably quite uniform genetically, having differentiated over a long period of geographic isolation, susceptibility to epithelial hyperplasia of the stomach may be genetically influenced. Moreover, inbreeding in the laboratory may have further influenced the rate of occurrence of this condition. The specific cause for the pulmonary disorder mentioned above was not determined. However, *Klebsiella pneumoniae* (Schroeter, 1886) has been found subsequently to be an important cause of pulmonary disease in our colonies of microtine rodents.

The Taxonomic Status of *Microtus abbreviatus*

M. abbreviatus is derived from a population of voles which evidently was isolated on the St. Matthew Islands during Würm time by eustatic rise in sea level. Either *Microtus oeconomus* or *M. gregalis*, both of which in all probability inhabited the extensive tundra region of the Amphiberingian Refugium (Rausch, 1963; Repenning et al., 1964), appears to have been the progenitor of *M. abbreviatus*. These two species belong respectively to the subgenera *Microtus* Schrank and *Stenocranius* Kashchenko. The subgeneric status of *M. abbreviatus* has not been clearly established.

Miller (1899), in remarks concerning the affinities of *M. abbreviatus*, stated (p. 4) that it "... is closely related to both *M. kamtschaticus* [= *M. oeconomus kamtschaticus* Pallas] and *M. kadiacensis* [= *M. oeconomus kadiacensis* Merriam = *M. oeconomus operarius* Nelson], though in external appearance its short, densely haired tail gives it a much closer resemblance to the members of the subgenus *Phaiomys*. In cranial and dental characters it differs from *M. kadiacensis* much as it does from *M. kamtschaticus*, since these two species agree closely in palate structure and in the form of the front lower molar." Merriam (1900) made no statement concerning the relationship of the species when he described *M. abbreviatus fisheri*. In his revision of the North American species of *Microtus*, Bailey (1900) stated (p. 44) that "It belongs to the subgenus *Microtus*, and in general character comes nearest to the *operarius* group, from which it is excluded, however, by its unique molar pattern ..."

In the same year that the subgenus *Stenocranius* was established by Kashchenko (1901), Osgood (1901) described *M. miurus [= M. gregalis miurus]* from the Kenai Peninsula, Alaska. In his discussion, Osgood (p. 65) stated that *M. abbreviatus* was the "nearest known relative" of *M. miurus*, and that "The peculiar enamel pattern like that of *M. abbreviatus* is sufficient to distinguish *miurus* from all other members of the subgenus *Microtus*." Nelson (1931) described *M. muriei [= M. gregalis muriei]* from the Brooks Range of arctic Alaska, placing it, with *M. abbreviatus* and *M. miurus*, in the subgenus *Stenocranius;* however, in this group he also included *M. innuitus* [= *M. oeconomus innuitus* Merriam], from St. Lawrence Island. Gilmore (1946, p. 40) placed *M. abbreviatus* in the subgenus *Stenocranius* and stated that it is a derivative of *M. miurus*. Miller and Kellogg (1955) and Hall and Kelson (1959) included *M. abbreviatus* in the subgenus *Stenocranius*, following Nelson and Gilmore.

Zimmermann (1942) compared *M. abbreviatus* with *M. oeconomus*, concluding that the two are closely related but distinguishable at the specific level on the basis of differences in molar pattern. He considered the grouping of *M. abbreviatus* with *M. miurus* to be unnatural. Rausch (1953b) agreed with Zimmermann's concept and later (1963) concluded that *M. abbreviatus* clearly belongs in the subgenus *Microtus*.

Matthey and Zimmermann (1961), in a study of *M. middendorffi* Poliakov, noted (p. 66) that *M. middendorffi* does not appear to be closely related to any palaearctic species of *Microtus*, but that it shares certain characteristics with *M. abbreviatus* („Hüftdrüsen, extrem kurzer zweifarbiger Schwanz und Molaren-Muster vom *arvalis*-Typ."). They observed further that, in contrast to members of the subgenus *Stenocranius*, the two species „ . . . stimmen . . . in Körper-Maßen, Färbung, Haar-Struktur und Haar-Länge ebenso weitgehend überein wie in Schädelform und im Molaren-Muster." These authors remarked that their findings suggested a close relationship between the two species, noting that nothing contradicts the presumption that the cold-adapted *M. middendorffi* might have had a more extensive distribution during the Pleistocene, and that *M. abbreviatus* might represent a relict population of the former. They determined the karyotype for *M. middendorffi* but had no living specimens of *M. abbreviatus*. Until the affinities of *M. abbreviatus* could be deter-

mined by means of cytogenetic studies, they proposed that the two species be placed in a "*middendorffi*-group."

Cranial Characteristics of *M. abbreviatus:*

We compared *M. abbreviatus* with representatives of the subgenera *Microtus* and *Stenocranius,* utilizing for this purpose series of *M. oeconomus innuitus* Merriam (from St. Lawrence Island) and *M. gregalis muriei* Nelson (from the Brooks Range). *M. o. innuitus,* perhaps the largest form of *M. oeconomus,* exceeds *M. abbreviatus* in size; *M. g. muriei* is the largest representative of the species in North America.

Lacking a sufficient number of skulls from old adults, we included some of younger animals, but the respective series in composition were similar. As indicated by condylobasal length, minimum size of skulls in these series was: *M. abbreviatus,* 25 mm; *M. oeconomus,* 26 mm; *M. gregalis,* 24 mm. The resulting cranial measurements are summarized in Table 4. Unless otherwise stated, the comparisons below, however, were based on adult specimens.

The size and relative dimensions of the skull place *M. abbreviatus* in an intermediate position in relation to *M. gregalis muriei* and *M. oeconomus innuitus* (Fig. 18). Having a broader, more rounded brain case and a relatively greater zygomatic width

Table 4

Comparative cranial measurements for *M. gregalis, M. abbreviatus,* and *M. oeconomus* in millimeters

Species	Sex	No.	Condylobasal Length				Zygomatic Width			
			Range	$\overline{M}$	σ	SE $\overline{M}$	Range	$\overline{M}$	σ	SE $\overline{M}$
gregalis	♂	38	24.1—29.6	26.5	1.31	.212	10.8—16.1	13.0	1.15	.187
	♀	26	24.3—28.2	26.0	1.07	.211	11.2—14.3	12.6	.86	.170
abbreviatus	♂	33	25.3—31.7	28.1	1.11	.193	13.9—18.9	15.0	.92	.161
	♀	36	26.1—31.7	28.6	1.65	.275	13.3—18.8	15.6	1.65	.275
oeconomus	♂	31	26.0—32.8	30.2	1.90	.342	13.9—19.0	17.4	1.48	.266
	♀	33	26.0—30.8	28.9	1.39	.242	14.7—18.5	16.7	1.14	.202

Species	Sex	No.	Lambdoidal Width				Length Nasals			
			Range	$\overline{M}$	σ	SE $\overline{M}$	Range	$\overline{M}$	σ	SE $\overline{M}$
gregalis	♂	38	10.3—12.6	11.4	.53	.086	5.6— 8.1	6.8	.65	.011
	♀	26	10.4—12.2	11.1	.44	.045	5.9— 7.5	6.7	.41	.081
abbreviatus	♂	33	11.7—15.0	12.6	.59	.103	7.1— 9.7	8.0	.51	.091
	♀	36	11.7—14.0	12.6	.60	.100	7.1— 9.9	8.3	.74	.123
oeconomus	♂	31	12.1—15.1	13.8	.28	.051	6.9— 9.5	8.6	.71	.128
	♀	33	12.1—14.5	13.2	.60	.105	7.0— 9.0	8.2	.56	.098

Species	Sex	No.	Length Maxillary Tooth Row				Interorbital Width			
			Range	$\overline{M}$	σ	SE $\overline{M}$	Range	$\overline{M}$	σ	SE $\overline{M}$
gregalis	♂	38	5.6— 6.7	6.1	.27	.043	2.8— 3.6	3.2	.21	.035
	♀	26	5.4— 6.6	6.0	.27	.054	2.9— 3.6	3.2	.17	.034
abbreviatus	♂	33	5.8— 7.5	6.5	.33	.058	3.6— 4.0	3.7	.10	.018
	♀	36	5.9— 7.5	6.6	.36	.061	3.5— 4.3	3.8	.16	.027
oeconomus	♂	31	6.2— 7.8	7.1	.41	.074	3.8— 4.4	4.1	.15	.027
	♀	33	6.2— 7.7	7.0	.05	.009	3.7— 4.3	4.0	.17	.030

than that of *M. gregalis,* the skull of *M. abbreviatus* in dorsal view appears to lack characteristics of *Stenocranius* as defined by Kashchenko (1901) (see Rausch, 1964). The nasal bones are relatively long in *M. abbreviatus* and are in the ratio of their length to condylobasal length the same as in *M. oeconomus.* Largely because the maxillary and jugal segments are relatively narrow, the zygomata of *M. abbreviatus* appear less massive than those of *M. oeconomus;* the squamosal part of the zygoma is directed more anteriad in *M. abbreviatus,* but not to so great a degree as in *M. gregalis. M. abbreviatus* resembles the latter species in that the zygomata are more curved anteriorly, with maximum zygomatic width attained at a level farther anterior than in *M. oeconomus;* in addition, in *M. abbreviatus* and *M. gregalis* the zygomatic arches are situated farther forward relative to the anterior margin of the squamosals. In *M. abbreviatus,* the masseteric plate is larger and tends more toward the horizontal than is the case in *M. oeconomus.* The interorbital region in width is rather uniform in *M. gregalis,* whereas it widens anteriorly to á greater degree in *M. abbreviatus.* The interorbital crest is not so strongly defined in the latter as in *M. gregalis,* nor do the anterior portions of the frontals form such prominent supraorbital ridges as in *M. gregalis.* The posterior margin of the interparietal projects posteriad in both *M. abbreviatus* and *M. gregalis,* causing a corresponding deflection in the lambdoidal crest; although subject to variation, both the posterior margin of the interparietal



Fig. 18. Skulls (from top to bottom) of *M. gregalis, M. abbreviatus,* and *M. oeconomus*

and the lanbdoidal crest are relatively straight in *M. oeconomus*. The dorsal margin of the supraoccipital is more or less straight in *M. abbreviatus*, whereas in the other two species it is definitely rounded.

The skulls of the three species differ as well in lateral view (Fig. 18). That of *M. gregalis* is relatively flat, the dorsal and ventral surfaces appearing in profile to be nearly parallel; the brain case of *gregalis* is little inflated, and the concavity in the interorbital region is emphasized by the strongly developed supraorbital crests. The relative length of the maxillary tooth row is similar in the three species, but the teeth of *M. gregalis* are smallest and most delicately formed. The incisors of *M. gregalis* also are relatively small, and their radius of curvature is least. The skull of *M. abbreviatus* is not so deep as that of *M. oeconomus*, but in ratio of depth of brain case to condylobasal length, it approaches the latter more closely than does *gregalis*. The brain case of *M. abbreviatus* is more inflated than that of *M. gregalis*, and as in *M. oeconomus*, the dorsal surface of the skull is convex in profile. In lateral view, a difference is evident in the slope of the squamosal part of the zygoma in *M. abbreviatus* and *M. gregalis* as compared with *M. oeconomus*.

When the skulls are compared in ventral view, further similarities between *M. abbreviatus* and *M. gregalis* may be seen. Most obvious are the characteristic slope of the zygomata and the structure of the palate. In both species, when compared with *M. oeconomus*, the palate is relatively narrow and its surface is recessed dorsad between the alveolar rows. In transverse section, the palates of *M. abbreviatus* and *M. gregalis* are more U-shaped; that of *M. oeconomus* forms a relatively shallow arch. The teeth of *M. abbreviatus* are larger and heavier than those of *M. gregalis*, but the molar patterns are essentially identical. In *M. gregalis*, P_4 may have either five or six closed triangles, six preponderating in North American specimens (Rausch, 1964). In *M. abbreviatus*, the usual number, five, of closed triangles in P_4 demonstrate a lesser tendency for the separation of the secondary protoconulid to form a sixth. Osgood (1901, p. 65) noted that the upper incisors of *M. gregalis* are slightly sulcate on their anterior surfaces; this is true also for *M. abbreviatus*. The upper incisors of *M. oeconomus* lack sulci.

The immature skull of *M. abbreviatus* differs from that of *M. gregalis* in having a much more inflated brain case and a higher width/length ratio. Because of the similarity in form of the squamosal part of the zygoma, the zygomatic arches are nearly parallel in these species, whereas in the immature *M. oeconomus* the zygomata diverge posteriad.

The skull of *M. abbreviatus* was compared also with that of *M. middendorffi*. We agree with Matthey and Zimmermann that *M. middendorffi* is a member of the subgenus *Microtus*. Cranially, it possesses none of the *Stenocranius*-like characteristics present in *M. abbreviatus*.

Chromosomes

Following the recommendation of Matthey and Zimmermann (1961) that changes in taxonomic status of microtine rodents be supported by cytogenetic evidence, we prepared material for this purpose from bone marrow of both of the male voles captured in 1963 by F. H. Fay. The methods applied have been described elsewhere (Rausch, 1964). The karyogram of *M. abbreviatus* was compared with those of *M. gregalis* and *M. oeconomus* as well as with that of *M. middendorffi* published by Matthey and Zimmermann.

M. middendorffi. Matthey and Zimmermann determined that *M. middendorffi* has a diploid number of 50 chromosomes. The heterochromosomes are metacentric and nearly homomorphous, and the fundamental number (N. F.) is 54. They considered

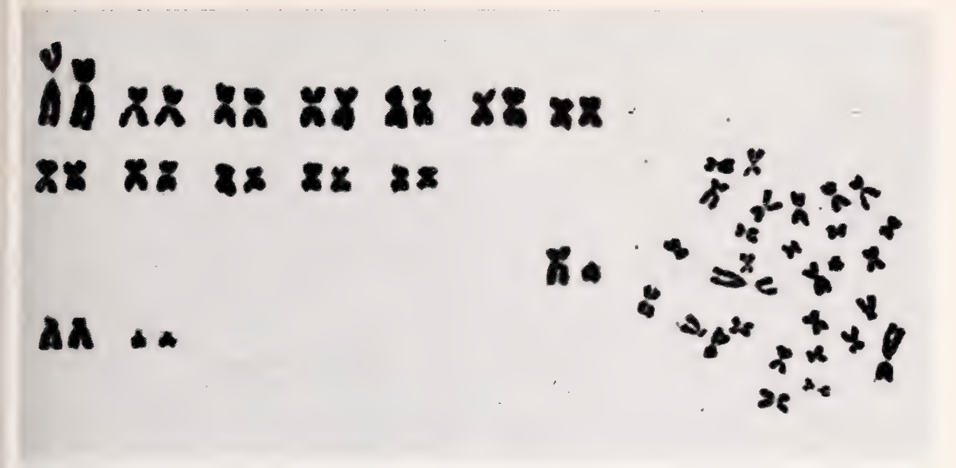


Fig. 19. Karyogram of *M. oeconomus,* male

this combination of characters to be unique among the species of *Microtus* for which karyograms have been defined.

M. oeconomus. The chromosomes of *M. ratticeps [= M. oeconomus uchidae* Kuroda, 1924] from Paramushir Island in the northern Kuriles have been investigated by Makino (1950), and the heterochromosomes of this species have been discussed by Matthey (1952). We utilized laboratory-reared specimens of *M. oeconomus operarius* Nelson, the stock of which originated in the southern part of the Kenai Peninsula, south-central Alaska. Although no specimens of *M. oeconomus innuitus* were available, the karyogram of F_1 intergrades of these two subspecies was found to be identical with that of *M. oeconomus operarius.* Intergrades of the two are indefinitely fertile.

As did Makino in 1950, we determined the diploid number of chromosomes in *M. oeconomus* to be 30. Twelve pairs and the medium sized X-chromosome are metacentric or nearly so; one pair is submetacentric; and one pair of small chromosomes is acrocentric. The acrocentric Y-chromosome is larger than those comprising the acro-

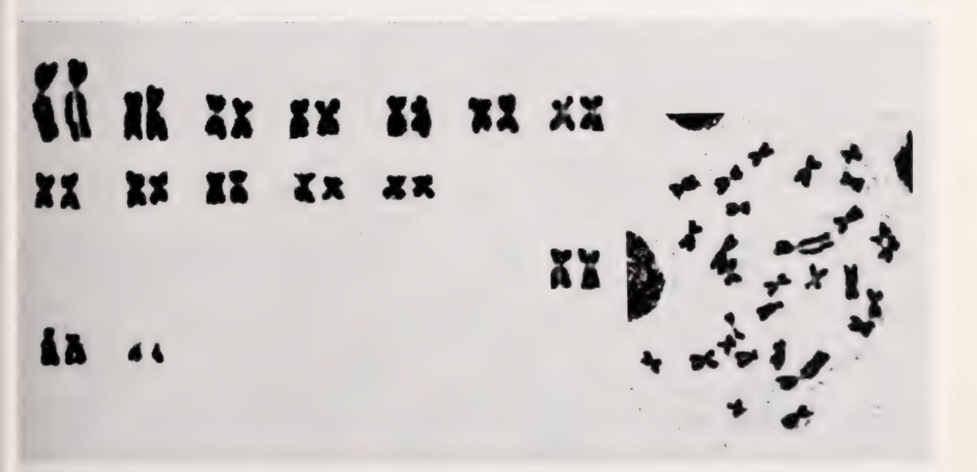


Fig. 20. Karyogram of *M. oeconomus,* female

centric pair mentioned above. The fundamental number is 57 or 58. Karyograms of *M. oeconomus* are show in Figs. 19 and 20. Our findings provide additional support for the generally accepted conclusion of ZIMMERMANN (1942) that *M. oeconomus* is a holarctic species.

M. gregalis. M. gregalis muriei has a diploid number of 54 chromosomes (RAUSCH, 1964). However, the karyogram published was determined from poor material, and identification of the heterochromosomes was uncertain. Further studies on voles of both sexes disclosed an error in the identification of the X-chromosome. Rather than being submetacentric and of medium size, as was indicated (RAUSCH, 1964, Fig. 7), the X-chromosome is large and metacentric. The Y-chromosome is very small and evidently submetacentric, with very short superior arms. Two pairs classified as submetacentric could possibly be considered as acrocentric. The fundamental number, therefore, may be either 71 (Y and 18 pairs acrocentric; 8 pairs submetacentric or metacentric), 72 (Y submetacentric), or 68 (sex chromosomes and 6 pairs metacentric or submetacentric, 20 pairs acrocentric). Karyograms of *M. gregalis* are shown in Figs. 21 and 22.

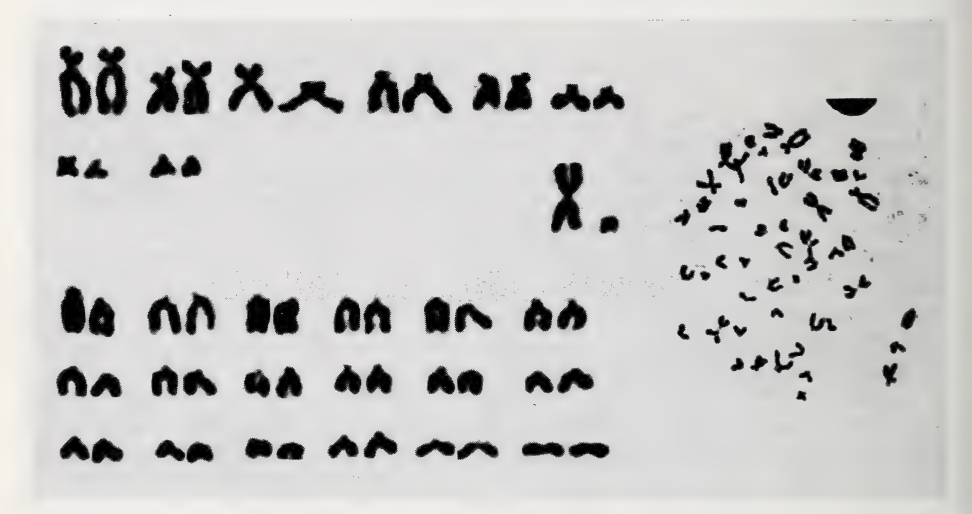


Fig. 21. Karyogram of *M. gregalis,* male

M. abbreviatus. A diploid number of 54 was determined for *M. abbreviatus.* The karyogram (Fig. 23) appears to be indistinguishable from that of *M. gregalis* as described above.

Hybridization

In an attempt to produce hybrids, a male *M. abbreviatus,* captured in July, 1963, was placed with a female *M. gregalis.* The latter, captured in October, 1962, had remained with a male *M. gregalis* for more than a year without producing young. The mixed pair was established on 10 November 1963. When the female died, on 9 December, two apparently full-term fetuses were present in the right uterine horn; apparent malposition of the lower individual probably was the cause of fatal dystocia. Since the gestation period of *M. gregalis* has never been found by us to exceed 21 days, we conclude that the fetuses were hybrids. Unsuccessful parturition is an occasional cause of maternal death in captive microtine rodents, and the dystocia in this case presumably was incidental.

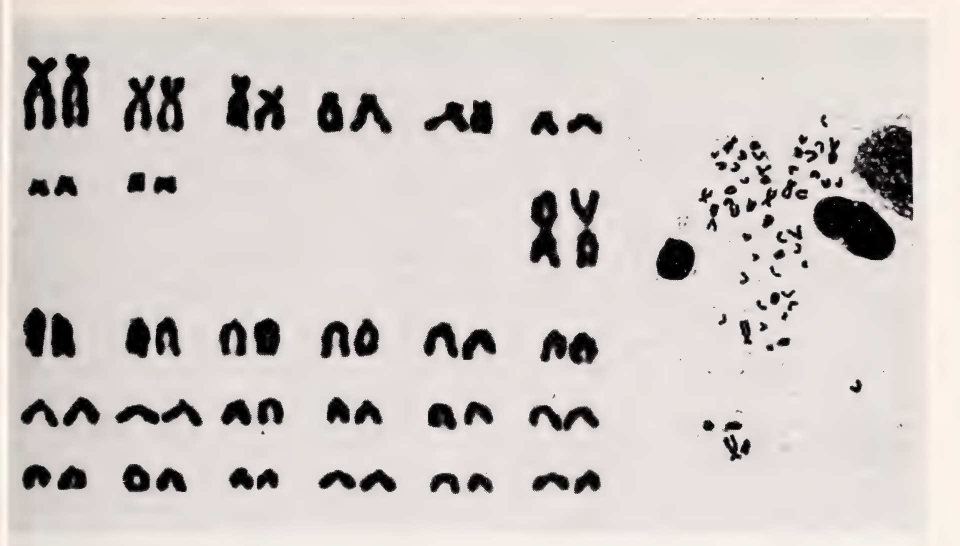


Fig. 22. Karyogram of *M. gregalis,* female

Discussion

M. abbreviatus possesses some cranial characteristics which ostensibly would place it in the subgenus *Microtus,* but others indicate an affinity with *M. gregalis,* the sole member of the subgenus *Stenocranius.* As shown by discrepant conclusions in the past concerning the systematic position of *M. abbreviatus,* its *Stenocranius*-like features are not strong. Only in retrospect, given the support of cytogenetic findings, does the significance of these features become apparent. Osgood (1901) was the first to



Fig. 23. Karyogram of *M. abbreviatus,* male

recognize that a close relationship exists between *M. abbreviatus* and *M. gregalis.* Consistent with his views and with those later expressed by GILMORE (1946), we conclude that *M. abbreviatus* is a geographically isolated derivative of *M. gregalis.*

The population of voles from which *M. abbreviatus* is derived must have been left on the highlands forming the St. Matthew Islands when the Bering-Chukchi platform (see Fig. 1) was inundated by a rise in sea level. This interpretation is compatible with the conclusions of HOPKINS (1959) that most of the Bering-Chukchi platform was exposed during the glacial maximum of Würm time, more than 35,000 years ago, when the level of the sea was about 100 m lower than it is at the present time. The extensive area so formed, comprising a major part of the unglaciated Amphiberingian Refugium, was covered again by the sea during a period of glacial recession about 35,000 to 25,000 years ago. As a result of glacial advances of late Würm time, about 25,000 to 12,000 years ago, lowering of sea level to about 60 m below that of the present again exposed much of the Bering-Chukchi platform. Excepting the few highlands, which remained as islands, the entire platform was finally inundated when the sea attained its present level between 11,000 and 10,000 years ago.

With a rise in sea level to about –36 m during the last interstadial, the highlands forming the St. Matthew Islands would have been widely separated from that part of the Bering-Chukchi platform remaining exposed (cf. HOPKINS, 1959). However, since these islands are bordered to the east by water ranging in maximum depth from about 59 to 66 m, a connection with the adjacent lowlands probably was re-established with the lowering of sea level to about –60 m during the last glacial phase of Würm time. Thus, a population of voles might have become isolated on these highlands more than 35,000 years ago, or the area might have been colonized during the last glacial phase, which ended about 12,000 years ago. That such small, comparatively delicate animals as voles could have colonized the islands other than by way of a land connection (i. e., via sea ice) is a possibility too remote to be considered further.

Other observations support the assumption that the voles on the St. Matthew Islands have been geographically isolated since the time of the penultimate glacial phase. *M. gregalis* seems to be adapted to life in comparatively dry alpine habitat; thus, the extensive lowlands which would have separated the peripheral highlands of the Bering-Chukchi platform from those to the north and east during the time of the last glacial phase might have been an effective ecological barrier. The comparatively high degree to which *M. abbreviatus* differs phenotypically from *M. gregalis* does not, however, constitute presumptive evidence of long geographic isolation.

The degree of phenotypic difference exhibited by the small mammals on other Bering Sea islands seems to be unrelated to the duration of isolation. The lemming on St. George Island (Pribilof group), for example, is little differentiated from that on the Alaskan mainland. Situated in deeper water near the edge of the Bering-Chukchi platform, St. George Island would have remained isolated by sea levels above –73 to –90 m, and therefore its population of lemmings must have become established before the end of the penultimate glacial phase of Würm time. This lemming, usually designated *Lemmus nigripes* True, 1894 (see HALL and KELSON, 1959), closely resembles *L. sibiricus* Kerr, 1792, which occurs on the Alaskan mainland. Besides a high degree of phenotypic similarity, these lemmings are cytogenetically similar, if not identical (both have 2N = 50 chromosomes), and hybrids reared in the laboratory are indefinitely fertile. In contrast, St. Lawrence Island lies in relatively shallow water near the Eurasian mainland and clearly would have been a part of the exposed Bering-Chukchi platform during the last glacial phase (HOPKINS, 1959, Fig. 5). Of the three microtine rodents present on St. Lawrence Island, two *(M. oeconomus* and *Clethrionomys rutilus* Pallas) differ phenotypically from the mainland forms to a comparatively high degree. Hybrids between these and certain Alaskan mainland

subspecies are indefinitely fertile. Cytogenetic findings in *M. oeconomus* have been described above; those for *C. rutilus* will be reported elsewhere.

Although *M. abbreviatus* differs phenotypically from *M. gregalis*, genotypic differences are at most minor, and *M. abbreviatus* does not appear to be reproductively isolated. *M. abbreviatus* might be recognized as a well differentiated subspecies of *M. gregalis*. A final decision should await evaluation of the results of further cross-breeding experiments.

The comparatively slight differences existing between *M. a. abbreviatus*, on Hall Island, and *M. abbreviatus fisheri*, on St. Matthew, can be explained in that these islands are separated only by the shallow waters (ca. 18 m) of Sarichef Strait, by way of which an exchange of genes could have taken place at least as recently as late Würm time.

Acknowledgements

The United States Coast Guard provided transportation to and from St. Matthew Island. We are indebted to George W. Playdon, Captain of the cutter Storis, and his crew, for their generous help. Specimens were identified as follows: fishes — Dr. Norman J. Wilimovsky, University of British Columbia, Vancouver, who also reviewed early literature and assisted with planning the field work; vascular plants — Drs. Ira L. Wiggins and John H. Thomas, Stanford University, Stanford; lichens — Mrs. Hildur Krog, Botanical Museum, Oslo; bryophytes — Dr. William C. Steere, New York Botanical Garden, New York City, who also read a portion of the manuscript; most of the insects and the parasitic mites — Dr. George P. Holland and his colleagues at the Entomology Research Institute, Canada Department of Agriculture, Ottawa; Trichoptera — Dr. Herbert H. Ross, Illinois Natural History Survey, Urbana; microcrustacea — Mrs. Mildred S. Wilson, Anchorage, who also provided other information concerning these organisms; other invertebrates, particularly those of marine origin — Dr. and Mrs. George E. MacGinitie, Kerckhoff Marine Laboratory, Corona del Mar, California; terrestrial and freshwater molluscs — Dr. Harald A. Rehder, U. S. National Museum, Washington, D. C.; spiders — Dr. Herbert W. Levi, University of Wisconsin, Madison; certain specimens, not considered in the present work, were examined by other specialists not listed here by name. Professor Eric Hultén, National Museum of Natural History, Stockholm, reviewed the section of the manuscript concerned with vegetation. Dr. Edward B. Reed, Colorado State University, Fort Collins, permitted the citation of unpublished data. Histopathological findings in the gastric lesions of the voles were diagnosed by Dr. James G. Bridgens, Shawnee-Mission Hospital, Kansas City, Missouri, who also critically reviewed the section concerned with parasites and disease. Mr. Richard J. Hensel, U. S. Fish and Wildlife Service, Kodiak, permitted use of unpublished data from official files. Dr. David R. Klein, University of Alaska, College, provided specimens and information. Dr. Francis H. Fay, Arctic Health Research Laboratory, College, contributed specimens and field records, and critically read the manuscript. Mr. Gerald C. Kelley, Arctic Health Research Laboratory, assisted in preparing the photographic illustrations. To these persons, and others not specifically mentioned, we express our sincere thanks.

Summary

The St. Matthew Islands, in the Bering Sea, have a flora and fauna comprised mainly of holarctic species. The terrestrial mammalian fauna included originally the polar bear, *Ursus maritimus* Phipps, the arctic fox, *Alopex lagopus* L., and an endemic vole, *Microtus abbreviatus* Miller. The polar bear has been exterminated by man, and reindeer were introduced on St. Matthew Island in 1944. Observations on the biology of *M. abbreviatus* on St. Matthew Island as well as in the laboratory are reported, including information on parasites and disease. Laboratory-reared animals were frequently affected by hyperplasia and papillomatosis of the gastric (squamous) epithelium, and well differentiated squamous-cell carcinoma was recognized in some cases. *M. abbreviatus* was compared morphologically and cytogenetically with *M. gregalis* Pallas and *M. oeconomus* Pallas, both of which occurred in the Amphiberingian Refugium during Würm time. Although *M. abbreviatus* possesses some cranial characteristics typical of the subgenus *Stenocranius*, phenotypically it differs rather strongly from *M. (Stenocranius) gregalis*. However, the two species have almost identical karyograms. The findings indicate that *M. abbreviatus* is derived from a population of *M. gregalis* isolated by eustatic rise in sea level, probably during the penultimate glacial phase of Würm time.

Zusammenfassung

Die Flora und Fauna der St.-Matthäus-Inseln im Bering Meer bestehen hauptsächlich aus holarktischen Arten. Ursprünglich bestand die Landsäugetier-Fauna aus drei Arten: Eisbär, *Ursus maritimus* Phipps, Polarfuchs, *Alopex lagopus* L., und einer endemischen Wühlmaus, *Microtus abbreviatus* Miller. Die Eisbären sind vom Menschen ausgerottet worden, und Herdenrene wurden 1944 nach St.-Matthäus-Insel eingeführt. Die Biologie der Wühlmaus auf St.Matthäus-Insel und im Laboratorium, einschließlich Beobachtungen an Parasiten und Krankkeiten, werden besprochen. In Zuchttieren wurden häufig papillomatöse Geschwülste des Magenepithels (Plattenepithel) gefunden, und Plattenepithelkarzinom wurde gelegentlich festgestellt. Die morphologischen und zytogenetischen Beziehungen zwischen *M. abbreviatus* und anderen Arten *(M. gregalis* Pallas und *M. oeconomus* Pallas), die während des Pleistozäns eine große Verbreitung in dem Amphibering'schen Refugium fanden, wurden untersucht. Auf Grund morphologischer (Schädel-)Merkmale steht *M. abbreviatus* zwischen den obengenannten Arten, die beziehungsweise den Untergattungen *Stenocranius* und *Microtus* angehören. Morphologische Schädelmerkmale verbinden *M. abbreviatus* mit der Untergattung *Stenocranius,* aber im Phenotyp unterscheidet sich *M. abbreviatus* erheblich von *M. (Stenocranius) gregalis.* Dagegen sind beider Karyogramme beinahe identisch. Man kann daher annehmen, daß *M. abbreviatus* aus einer Relikt-Population von *M. gregalis* stammt, die wahrscheinlich während der vorletzten Glazial-Phase auf den St.-Matthäus-Inseln isoliert wurde.

Literature

Bailey, V. (1900): Revision of American voles of the genus *Microtus.* N. Amer. Fauna No. 17, U. S. Govt. Printing Off., Wash., D. C. 88 p.

Burroughs, J. (1902): Narrative of the Expedition; pp. 1—118, in Alaska, Vol. 1, Narrative, Glaciers, Natives; by J. Burroughs, J. Muir, and G. B. Grinnell. Doubleday, Page and Co., New York.

Cook, J. (1822): Captain Cook's Voyages round the World, containing the whole of his discoveries. J. Robins and Co. Albion Press, London. 798 p.

Cosgrove, G. E., and O'Farrell, T. P. (1965): Papillomas and other lesions in the stomachs of pine mice. J. Mammal., **46,** p. 510—513.

Coxe, W. (1803): Account of the Russian discoveries between Asia and America. Cadell and Davies, London. 500 p.

Dall, W. H. (1870): Alaska and its resources. Lee and Shepard, Boston. 627 p.

Dawson, G. M. (1894): Geological notes on some of the coasts and islands of Bering Sea and vicinity. Bull. Geol. Soc. America, **5,** p. 117—146.

Elliott, H. W. (1882): A monograph of the seal-islands of Alaska. U. S. Com. of Fish and Fisheries, Spec. Bull. 176, U. S. Govt. Printing Off., Wash., D. C. 176 p.

Gilmore, R. M. (1964): Arctic mammalogy: pp. 35—43. In A program of desirable scientific investigations in arctic North America. Arctic Inst. N. Amer. Bull. 1, Montreal.

Goncharova, A. A. (1956): K faune gamazovykh kleshchei Vostochnoi Sibiri. Parazit. Sbor. Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, **16,** p. 198—209.

Hall, E. R., and Kelson, K. R. (1959): The mammals of North America. Vol. 2, Ronald Press, New York. 1083 p.

Hanna, G. D. (1917): The summer birds of the St. Matthew Island Bird Reservation. Auk, **34,** p. 403—410.

— (1920): Mammals of the St. Matthew Islands, Bering Sea. J. Mammal., **1,** p. 118—122.

Healy, M. A. (1887): Report of the cruise of the Revenue Marine Steamer Corwin in the Arctic Ocean in the year 1885. U. S. Govt. Printing Off., Wash., D. C. 102 p.

Holland, G. P. (1963): Faunal affinities of the fleas (Siphonaptera) of Alaska with an annotated list of species. Pacific Basin Biogeography, J. L. Gressitt, Ed., Bishop Museum Press, Honolulu; pp. 45—63.

Hopkins, D. M. (1959): Cenozoic history of the Bering land bridge. Science, **129,** p. 1519—1528.

Hultén, E. (1941—1950): Flora of Alaska and Yukon. Lunds Universitets Årsskrift. N. F., **37—46,** p. 1—1092.

Kashchenko, N. F. (1901): *Stenocranius* i *Platycranius,* dva novye podroda sibirskihk' polevok'. Ezhegodnik' zool. muz. Imper. Akad. Nauk, **6,** p. 165—206.

Klein, D. R. (1959): St. Matthew Island reindeer-range study. U. S. Fish and Wildl. Serv. Spec. Sci. Report, Wildlife **43.** Wash., D. C. 48 p.

Makino, S. (1950): Studies on murine chromosomes, VI. Morphology of the sex chromosomes in two species of *Microtus.* Annotat. Zool. Japon., **23,** p. 63—68.

Matthey, R. (1952): Chromosomes de Muridae (Microtinae et Cricetinae). Chromosoma (Berl.), **5,** p. 113—138.

Matthey, R., et Zimmermann, K. (1961): La position systématique de *Microtus middendorffi* Poliakov. Rev. Suisse Zool., **68**, p. 63—72.

Maynard, W. (1876): The fur-seal fisheries. U. S. House of Representatives Ex. Doc. **43**. Wash., D. C. 23 p.

Merriam, C. H. (1900): Papers from the Harriman Alaska Expedition. I. Descriptions of twenty-six new mammals from Alaska and British North America. Proc. Wash. Acad. Sci., **2**, p. 13—30.

Miller, G. S. (1899): A new vole from Hall Island, Bering Sea. Proc. Biol. Soc. Wash., **13**, p. 13—14.

Miller, G. S., and Kellogg, R. (1955): List of North American Recent mammals. U. S. Nat. Mus. Bull. **205**, Smithsonian Inst., Wash., D. C. 954 p.

Nelson, E. W. (1887): Report upon natural history collections made in Alaska between the years 1877 and 1881. Signal Serv., U. S. Army, Arctic Ser. No. 3, U. S. Govt. Printing Off., Wash., D. C. 337 p.

— (1931): A new vole of the subgenus *Stenocranius* from Alaska. J. Mammal., **12**, p. 310—312.

Osgood, W. H. (1901): Natural history of the Cook Inlet region, Alaska. N. Amer. Fauna **21**, U. S. Govt. Printing Off., Wash., D. C., p. 51—87.

Rausch, R. L. (1953a): On the land mammals of St. Lawrence Island, Alaska, Murrelet, **34**, p. 18—26.

— (1953b): On the status of some arctic mammals. Arctic, **6**, p. 91—148.

— (1957): Distribution and specificity of helminths in microtine rodents: evolutionary implications. Evol., **11**, p. 361—368.

— (1963): A review of the distribution of holarctic Recent mammals. Pacific Basin Biogeography, J. L. Gressitt, Ed., Bishop Museum Press, Honolulu; p. 29—43.

— (1964): The specific status of the narrow-skulled vole (subgenus *Stenocranius* Kashchenko) in North America. Z. f. Säugetierk., **29**, p. 343—358.

Rausch, R. L., and Tiner, J. D. (1949): Studies on the parasitic helminths of the North Central States. II. Helminths of voles (*Microtus* spp.). Preliminary report. Amer. Midl. Nat., **41**, p. 665—694.

Reed, E. B. (1962): Freshwater plankton crustacea of the Colville River area, northern Alaska. Arctic, **15**, p. 27—50.

Repenning, C. A., Hopkins, D. M., and Rubin, M. (1964): Tundra rodents in a late Pleistocene fauna from the Tofty glacier district, central Alaska. Arctic, **17**, p. 177—197.

Ridgway, R. (1912): Color standards and color nomenclature. Wash., D. C.

Sauer, M. (1802): An account of a geographical and astronomical expedition to the northern parts of Russia. London. 332 p.

Stewart, H. L. (1941): Hyperplastic and neoplastic lesions of the stomach in mice. J. Nat. Cancer Inst., **1**, p. 489—509.

Stresemann, E. (1949): Birds collected in the North Pacific area during Capt. James Cook's last voyage (1778 and 1779). Ibis, **91**, p. 244—255.

Townsend, C. H. (1887): Notes on the natural history and ethnology of northern Alaska. pp. 81—102, in: Report of the cruise of the Revenue Marine Steamer Corwin in the Arctic Ocean in the year 1885; by M. A. Healy. U. S. Govt. Printing Off., Wash., D. C.

von Kittlitz, F. H. (1858): Denkwürdigkeiten einer Reise nach dem russischen Amerika, nach Micronesien und durch Kamtschatka. Vol. **1**, Gotha. 463 p.

von Kotzebue, O. (1821): A voyage of discovery, into the South Sea und Bering's Straits for the purpose of exploring a north-east passage, undertaken in the years 1815—1818. Vol. 3, London. 442 p.

Wilson, M. S., and Tash, J. C. (1966): The euryhaline copepod genus *Eurytemora* in fresh and brackish waters of the cape Thompson region, Chukchi Sea, Alaska. Proc. U. S. Nat. Mus., **118**, p. 553—576.

Zimmermann, K. (1942): Zur Kenntnis von *Microtus oeconomus* (Pallas). Archiv Naturgesch. N. F., **11**, p. 174—197.

Author's addresses: Dr. Robert L. Rausch and Virginia R. Rausch, Arctic Health Research Laboratory, Public Health Service, U. S. Department of Health, Education, and Welfare, College, Alaska 99701

Untersuchungen zum Aktionsraum der Gelbhalsmaus, *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834)

Von M. Todorović, M. Mikes und I. Savić

Aus dem Institut für Biologische Forschung, Belgrad, Jugoslawien

Eingang des Ms. 15. 5. 1967

Im Rahmen umfassender Studien über das Ökosystem der Laubwaldgemeinschaft, die in Fruška-Gora-Berg (503 m M. H.) von Biologen verschiedener Forschungsrichtungen durchgeführt wurden, war es unsere Aufgabe, die Säugetiere zu untersuchen. Begonnen wurde mit der Erforschung der Kleinsäuger, wobei zunächst besonderes Gewicht auf die Verbreitung, auf die Populationsdichteschwankungen und ihre Ursachen (Natalität, Mortalität, Dispersion) und auf das Verhalten (Orientierung, Heimfindevermögen) gelegt wurde. In dieser Arbeit werden Ergebnisse von Untersuchungen über die Ortsbewegungen der Art *Apodemus flavicollis* und deren Aktionsraum vorgelegt.

Das Forschungsgebiet liegt im Fruška-Gora-Massiv am südlichen Rande der Pannonischen Tiefebene in der mesophilischen Waldgemeinschaft Querceto-carpinetum serbicum aculeatetosum (Abb. 1). Die Strauch- und Baumschicht wird von folgenden Arten gebildet: *Quercus sessilis, Carpinus betulus, Fagus moesiaca, Tilia tomentosa, T. grandifolia, Quercus cerris, Prunus avium* und *Ulmus campestre.* In der Strauchschicht findet man noch die folgenden Formen: *Staphilea pinnata, Cornus sanguinea, C. mas, Crataegus monogyna, Sambucus nigra, Rosa canina* und *Evonymus europaeus.* Die niedere Vegetation wird von folgenden Arten gebildet: *Galanthus nivalis, Scilla bifolia, Lathyrus vernus, Corydalis cava, C. solida, Viola odorata, V. silvestris, Asperula taurina, Stellaria holostea, Melica uniflora.* Letztere Art und *Hedera helix* sind besonders häufig. Als Charakterpflanzen des Untersuchungsgebiets können *Ruscus aculeatus, R. hypoglossum* und *Lilium martagon* genannt werden, weniger häufig sind *Festuca montana, Rubus caesius* und *Asarum europaeum.*



Abb. 1. Waldgemeinschaft Querceto-carpinetum serbicum aculeatetosum im Fruška-Gora-Massiv

Methodik und Material: Innerhalb der oben erwähnten Laubwaldgemeinschaft wurde auf einer Fläche von 100×100 m in monatlichen Interwallen gefangen. Zum Einsatz kamen die „Longworth"-Fallen, da in ihnen die Mortalität am geringsten ist. Die Versuchsfläche war in 100 10×10 m große Quadrate geteilt; jedes Quadrat wurde mit einer Falle besetzt. Die Lage der Fallen innerhalb der

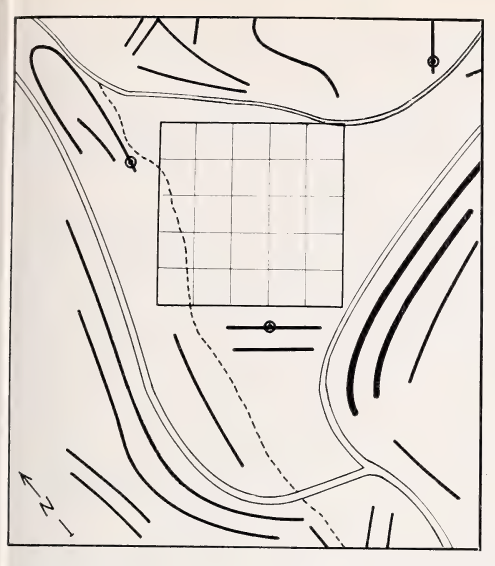


Abb. 2. Übersicht über die Lage der Versuchsfläche. ═══ = die Kontrollfangplätze außerhalb der Versuchsfläche ═══ = Wege ⊙ = Stellen, an denen markierte Tiere gefangen wurden.

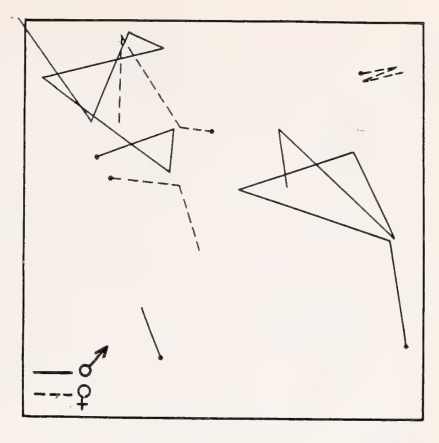


Abb. 3. Die Bewegungen der Gelbhalsmäuse im April

Quadrate wurde an Hand der Zufallstafeln von FISHER und YATES (1953) bestimmt. Das gewährleistete eine mosaikartige Anordnung mit stetigem Wechsel des Fangplatzes (stratified random sampling, LESLIE u. a. 1953). Nach einer 24stündigen Angewöhnungsperiode (prebait trapping, CHITTY und KEMPSON 1949) wurden die Fallen zwei Tage lang morgens und abends kontrolliert. Jedes gefangene Tier wurde individuell

Tabelle 1

Die Fanghäufigkeit

Geschlecht	Die Anzahl wiederholter Fänge																			Insgesamt
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
♂	130	66	32	12	10	9	5	1	2	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	269
♀	144	58	31	12	6	2	7	3	1	1	–	2	–	–	–	1	–	–	1	239
Insgesamt	244	124	63	24	16	11	12	4	3	3	–	2	–	–	–	1	–	–	1	508

Tabelle 2

Die Fangdauer (= Beobachtungsdauer)

Geschlecht	Die Anzahl der Monate													Insgesamt
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
♂	170	44	24	10	6	5	3	2	1	2	1	1	–	269
♀	154	29	20	13	7	4	3	2	1	3	2	–	1	239
Insgesamt	324	73	44	23	13	9	6	4	2	5	3	1	1	508

markiert und an der Fangstelle wieder freigelassen. Zweimal erfolgte das Fangen über vier bzw. sechs Tage hinweg mit zweistündiger Kontrolle. Auf diese Weise ist eine größere Zahl sich wiederholender Fänge in derselben Fangperiode erreicht worden.

Die Untersuchungen erstreckten sich über einen Zeitraum von Juni 1962 bis August 1964. Insgesamt konnten 508 *Apodemus flavicollis* markiert werden. Außerdem wurden 43 *Clethrionomys glareolus*, einige *A. agrarius*, *Microtus arvalis*, *Glis glis*, *Crocidura leucodon* und *Sorex araneus* gefangen.

Ergebnisse: In Tab. 1 ist die Fanghäufigkeit, in Tab. 2. die Fangdauer aufgezeichnet. Rund die Hälfte aller markierten Tiere (244 = 48 %) wurde überhaupt nur einmal gefangen, ein Viertel (= 24,4 %) konnte auch ein zweites Mal erbeutet werden. Nur vereinzelt traten die markierten Individuen mehr als siebenmal in den Fallen auf. Lediglich Weibchen wurden mehr als zehnmal gefangen, eines von ihnen sogar achtzehnmal. Die längste Fangperiode betrug für ein ♂ 11 Monate, für ein ♀ 12 Monate.

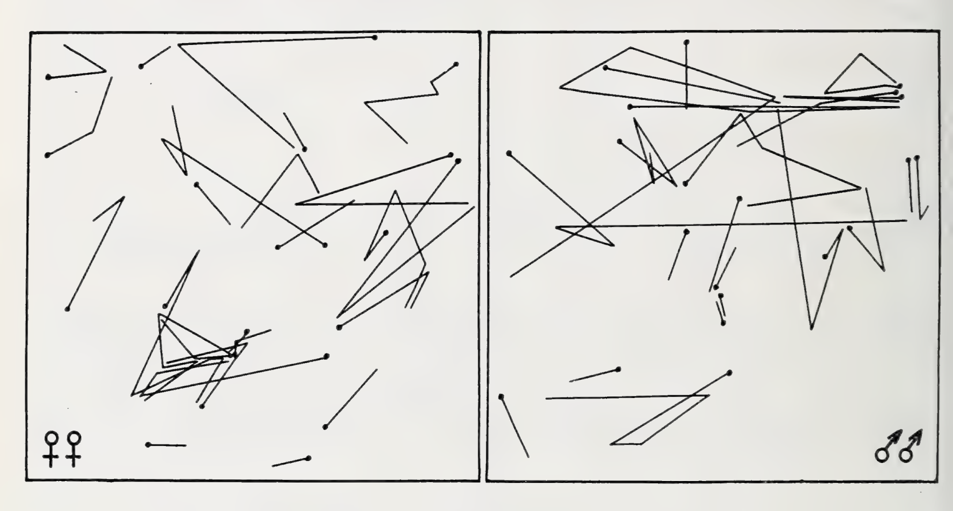


Abb. 4. Die Bewegungen der Gelbhalsmäuse im August

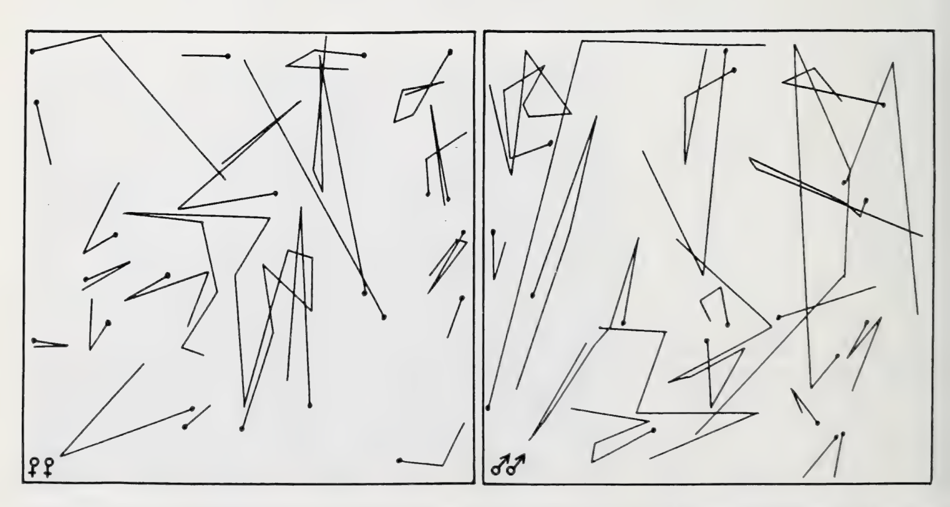


Abb. 5. Die Bewegungen von Gelbhalsmäusen, die über einen längeren Zeitraum hinweg gefangen wurden

Rund 65 % der markierten Gelbhalsmäuse wurden nicht länger als 6 Monate hindurch gefangen.

Durch Verbindung der jeweils einander folgenden Fangorte erhält man eine graphische Darstellung der Bewegungen der einzelnen Tiere (s. auch REICHSTEIN 1960). Da die auf Abb. 3 dargestellten Fänge zum Zeitpunkt einer geringen Populationsdichte gemacht wurden (April 1963), kann man in Anbetracht der Fallenzahl und der Fangdauer annehmen, daß die gesamte Population erfaßt worden ist. Aus dieser Darstellung wird ersichtlich, daß bei niedriger Siedlungsdichte feste Territorien beansprucht werden, bei hoher Siedlungsdichte dagegen nicht (August 1964, Abb. 4). In Abb. 5 sind die Bewegungen derjenigen Tiere aufgezeichnet, die über einen längeren Zeitraum hinweg gefangen werden konnten. Man erkennt, daß der Aktionsraum der ♂♂ jeweils auf ein bestimmtes Areal innerhalb der Versuchsfläche begrenzt ist. Für ein ♂, das zehnmal gefangen wurde, ergab sich ein Aktionsraumdurchmesser von nur 27 m. Vereinzelt werden auch größere Entfernungen zurückgelegt, nachweislich bis zu 90 m.

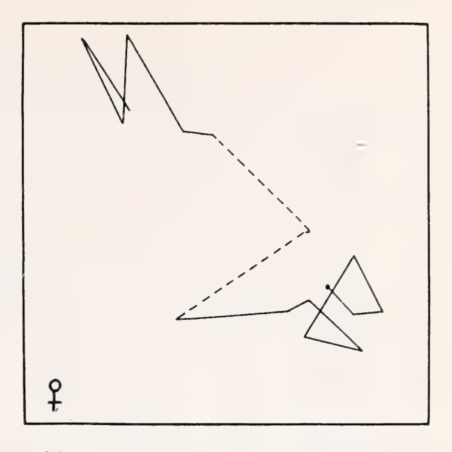


Abb. 6. Die mehrmonatigen Bewegungen eines Weibchens

Der Aktionsraum der ♀♀ ist ebenfalls klein. So hatte nach sechsmaligem Fangen ein ♀ eine Fläche mit einem Durchmesser von nur 20 m belaufen. Ausnahmsweise findet eine Verlagerung des Aktionsraumes statt (Abb. 6). Insgesamt gesehen ist der Aktionsraum der ♂♂ größer als derjenige der ♀♀.

Die aus den wiederholten Fängen gewonnenen Ergebnisse über die Bewegungen der Gelbhalsmäuse finden eine Ergänzung und Bestätigung 1. durch die auf dem Schnee



Abb. 7. Skizze von den im Schnee hinterlassenen Laufspuren der Gelbhalsmäuse

Tabelle 3

Fangfrequenz bei unterschiedlichen Fangabständen

Der Abstand (in Meter) zwischen je zwei aneinanderfolgenden Fängen	Anzahl der Beobachtungen (= Fänge)				Die Fangmöglichkeiten	Die korrigierte Beobachtungsläufigkeit	
	♂ ♂	♂ ♂ %	♀ ♀	♀ ♀ %		♂ ♂	♀ ♀
1	2	3	4	5	6	7	8
0–10	62	33,2	95	44,3	2.991	63,27	72,42
11–20	49	26,3	58	27,0	36.952	18,88	16,77
21–30	36	19,3	28	13,1	11.021	8,98	5,44
31–40	16	8,6	16	7,5	12.617	3,56	2,68
41–50	13	7,0	12	5,6	13.664	2,64	1,87
51–60	3	1,6	2	1,0	13.134	0,62	0,32
61–70	3	1,5	3	1,5	12.666	0,66	0,50
71–80	3	1,5			10.946	0,77	
81–90	2	1,0			4.463	0,62	

sichtbar werdenden Spuren und Wechsel (Abb. 7) und 2. durch die unmittelbare Beobachtung der Bewegungsrichtungen der nach dem Freilassen davonlaufenden Tiere (Abb. 8). Der Kontrollfang in unmittelbarer Nähe der Versuchsfläche hat gezeigt, daß die markierten Tiere ihren Aktionsraum im wesentlichen innerhalb der Versuchsfläche hatten. Von insgesamt 167 außerhalb der Versuchsfläche gefangenen Tieren (in Entfernungen bis zu 100 m um diese Fläche) waren nur drei markiert (in Abb. 2 mit Kreisen versehene Stellen). Dies beweist, daß das Verschwinden der gezeichneten Gelbhalsmäuse nicht das Ergebnis einer Abwanderung, sondern einer natürlichen Sterblichkeit ist.

Der durchschnittliche Abstand zwischen je zwei einander folgenden Fängen — also zwischen den beiden Fallen, in denen ein Individuum nacheinander auftrat — beträgt für die ♂♂ 15 m, für die ♀♀ 10 m. In Tab. 3 ist aufgezeichnet, wie oft die verschiedenen Fangabstände (bis 10 m, bis 20 m, bis 30 m, usw.) registriert wurden. Um ein Beispiel zu nennen: Für ♂♂ konnten Abstände von 31—40 m zwischen zwei einander folgenden Fängen 16mal beobachtet werden, für ♀♀ die Entfernung von 11—20 m 58mal. Eine korrigierte Beobachtungshäufigkeit wurde nach Angaben von Davis (1953) berechnet.

Wie ein Blick auf die Tab. 4 und 5 lehrt, hängt die Größe des Aktionsraumes (der maximalen Entfernung zwischen Fangorten) bis zu einem gewissen Grade von der Fanghäufigkeit ab. Das wird besonders deutlich bei den Fängen innerhalb einer kurzen Fangperiode (Abb. 4 und 5 oberer Teil). Bei den sich über mehrere Monate erstreckenden Beobachtungen lassen sich solche Zusammenhänge nicht klar erkennen. Mit Zunahme der Fanghäufigkeit vergrößert sich der Aktionsraum nur unbedeutend. Das läßt auf Standorttreue der Individuen schließen.

Abb. 8. Die beobachteten Bewegungen der Gelbhalsmäuse nach dem Freilassen

Tabelle 4

Zusammenhang zwischen Aktionsraumgröße und Fanghäufigkeit ♂♂

Die Anzahl der nochmaligen Fänge	Aktionsraumgröße (= größter Abstand zwischen zwei Fallen)										
	0-10	11-20	21-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-80	81-90	91-100	101-110
	während einer Fangperiode										
1	5	4		2							
2		4	2	1							
3	1	2				1					
4			1	1	1					1	
5											
6							1			1	
7							1				
	nach mehrmonatigem Fang										
1	13	13	8	4	3	2	2				
2	4	6	3	8	3	3	2				1
3	1	3	2	3							
4			3				2				
5		3			2	1			1	1	
6				2			1				
7					1						
8					1						
9			1								

Tabelle 5

Zusammenhang zwischen Aktionsraumgröße und Fanghäufigkeit ♀♀

Die Anzahl der nochmaligen Fänge	Aktionsraumgröße (= größter Abstand zwischen zwei Fallen)										
	0-10	10-20	21-30	31-40	41-50	51-60	61-70	71-80	81-90	91-100	101-110
	während einer Fangperiode										
1	6	4				1					
2	3	2	3	1							
3		2	1		2						
4			2		1						
5			1	2	1						
	nach mehrmonatigem Fang										
1	13	9	7	2	1	1	1				
2	7	9	3	4		1	1				
3		3	3	1	2			1			
4		1	2	4	1	2					
5		2	1								
6		1									
7				1		1					
8			1								
9											
10							1				
11							1				

Zusammenfassung

Untersucht wird in einer Laubwaldgemeinschaft im Fruška-Gora-Massiv der Aktionsraum der Gelbhalsmaus, *Apodemus flavicollis.* ♂♂ haben einen größeren Aktionsraum als ♀♀. Auch nach längerer Beobachtungszeit wird eine gewisse Maximalgröße (50 m im Durchmesser) nur selten überschritten.

Summary

Comparative analyses of the home range of the species *Apodemus flavicollis* obtained by means of the successive points of capture of the marked animals in shorter (48 h) and longer (several months) intervals of recapture the absence of the marked animals around the trapping area, the observed movements immediately after the release as well as the figure of their tracks on the snow surface, on the other side, lead to the conclusion that the obtained result represents the real picture of the size of the home range and movements of this species in the studied community *Querceto-carpinetum serbicum aculeatetosum.* The maximal diameter of the home range only exceptionally, after several months of capture, exeeds the size of 50 m, but usually it is smaller.

Literatur

Brown, L. E. (1956): Movements of some British small Mammals. J. Anim. Ecol. **25**, 54—71.
Chitty, D. (1937): A ringing Technique for small Mammals. J. Anim. Ecol. **6**, 36—53.
Chitty, D., u. Kempson, D. (1949): Prebaiting small Mammals and a new design of live trap. Ecology **30**, 536—542.
Davis, E. D. (1953): Analysis of Home Range from recapture Data. J. Mammal. **34**, 352—358.
Fisher, R. A., u. Yates, F. (1953): Statistical Tables for Biological, Agricultural and Medical Research. Oliver — Boyd. Edinburgh.
Hacker, H. P., u. Pearson, H. S. (1952): The growth, survival, wandering and variation of the long-tailed field mouse, *Apodemus sylvaticus,* I—III Biometrika, London.
Leslie, P. H., u. a. (1953): The estimation of population parameters from data obtained by means of the capture-recapture method. Biometrika **40**, 137—169.
Miller, R. S. (1955): Activity Rhythmus in the Wood Mouse *A. sylvaticus* and the Bank Vole *C. glareolus.* Proc. zool. Soc. London **125**, 505—519.
Reichstein, H. (1960): Untersuchungen zum Aktionsraum und zum Revierverhalten der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.). Z. Säugetierkunde 25, 150—169.
Todorović M. (1963): Dinamika populacije ridje voluharice (*Clethrionomys glareolus* Schr.). Doktorska disertacija, Beograd.

Anschrift der Verfasser: Dr. M. Todorović, Dr. M. Mikes und Dr. I. Savić, Institut für Biologische Forschung, 29 November Str. 100, Belgrad, Jugoslawien

Sight records of Cetacea belonging to the genus *Mesoplodon* Gervais, 1850

By W. F. J. Mörzer Bruyns

Eingang des Ms. 23. 10. 1967

Crossing the Atlantic Ocean on the greatcircle track from the English Channel to Mona Passage in the West Indies, a series of remarkable sightings of whales of the genus *Mesoplodon* were made before and after passing the Azores Islands, during August 1967. The weather was fine and clear, no wind; the sea except for a low Northwesterly swell as flat as a mirror, the water cristal clear.

All observations were of pairs, the animals swimming about 20 feet apart, one slightly in front of the other. Their progress was along the surface with shallow dives and at a regular pace as if migrating; speed estimated between 3 and 4 knots. Course was between S and SSE and by coincidence the ship's course of SWbW intercepted these whales each time at close quarters, as near as 200 to 300 yards for some of them.

None took any avoiding action until abeam of the ship (which is common for all bigger whales). They showed themselves well. Coming up to blow the beak and the head broke the surface, leaving the chin (where the grooves are) in the water. After the head submerged again, the whole round smooth back came well above the surface without excessive arching, followed by the small dorsal fin and part of the sharp edged tail stock. The flukes did not break surface at any time, but could be seen under water. When abreast of the ship, they sounded and were not seen anymore.

Date	Position	Specimens	Further data
29. VIII. 1967	43° 6' N, 28° 2' W	2 or 3	Seawater temp.
29. VIII. 1967	43° 3' N, 28° 8' W	2	19.5° C; these posi-
29. VIII. 1967	42° 7' N, 30° 0' W	2	tions are near Chau-
			cer Bank
30. VIII. 1967	38° 3' N, 38° 6' W	2	Seawater temp.
30. VIII. 1967	37° 8' N, 39° 9' W	2	23° C
30. VIII. 1967	37° 5' N, 40° 2' W	2	

With a pair of powerful glasses the animals could be studied carefully. The colour was very dark black – brown to grey brown. No scars or discolourations were visible, except on the big stout beak, round the tip and the crest of the lower jaw. The length of the whales was estimated at about 15 to 18 feet.

In view of the great difficulties in identifying stranded specimens of the genus and even in identifying museum material (see the publications of Moore, e. g. his paper of 1966), the author does not venture naming the animals encountered. Very provisionally, in view of the larger size, the shape of the beak and the colours, they can be referred to the species *Mesoplodon densirostris* (de Blainville, 1817). But again, this is not an identification, as too little is known about the external features of *Mesoplodon* species to identify them at sea.

Rather remarkable is the fact the animals were seen in pairs. At least three strandings of pairs (all females) of *Mesoplodon bidens* (Sowerby, 1804) are known from European coasts; once in Norway (Jonsgård and Hoidal, 1957) and twice in the Netherlands, and well on 16. VII. 1947 on the Island of Texel and on 10./11. VII. 1952 near Castricum. Swimming in pairs seems to be normal for members of the genus.

The above mentioned sight records of specimens of the genus *Mesoplodon* are not the first ones for the author. On 29. VII. 1966 three specimens were seen off Lobito (12° 4' S, 12° 2' E); seawater temperature 18° Centigrade.

References

Jonsgård, A., and Hoidal, P. (1957): Stranding of Sowerby's whale *(Mesoplodon bidens)* on the West Coast of Norway. Norsk Hvalfangst-Tidende **46**, 507—512.

Moore, J. C. (1966): Diagnoses and distribution of Beaked Whales of the genus *Mesoplodon* known from North American waters: in K. S. Norris (Ed.) Whales, Dolphins and Porpoises (Univ. of California Press — Berkeley/Los Angeles) I—XV, 1—789), 32—61.

Author's address: Captain W. F. J. Mörzer Bruyns, c/o Zoölogisch Museum, Plantage Middenlaan 53, Amsterdam-C., the Netherlands

Nucleated cells of the peripheral blood of *Stenella styx* Gray and *Delphinus delphis* L. from the western Mediterranean and description of the haemomyelogram of *Delphinus delphis*[1]

By T. De Monte and G. Pilleri

Laboratory for medico-biochemical Researches, Trieste (Italy) and Brain Anatomy Institute Waldau-Bern (Switzerland)

Eingang des Ms. 31. 5. 1967

Several papers have been published during the last ten years containing haematological and haematochemical data on various species of cetaceans obtained from aquaria or captured while at liberty (1, 9, 10, 11, 13, 14, 15).

During a recent expedition organized by Prof. R. G. Busnel in the western Mediterranean (15. VIII to 18. IX, 1966), G. Pilleri arranged for anatomical and anatomopathological material to be collected as well as blood samples and marrow smears, for use in haematological and haematochemical research on the cetaceans captured.

The present paper contains data on nucleated cells circulating in the bloodstream and a description of the haemomyelogram of a species, *Delphinus delphis* L., which until now was not been investigated. In subsequent papers we shall describe haematochemical data, also referring them to anatomopathological research, on individual specimens of the same species and of a single specimen of a species captured during Prof. Busnel's expedition defined by Dr. F. C. Fraser of the British Museum, London as *Stenella styx* Gray. With regard to the latter species, references in the present paper will be confined to observations pertaining to leukocytes in the circulation, indicated by way of comparison with *Delphinus delphis*.

Material and Methodology

For the present research, we used 8 adult specimens (5 ♂♂ and 3 ♀♀) of *Delphinus delphis* and 1 specimen ♂ of *Stenella styx* captured in the western Mediterranean in the months of August and September 1966. Most of the specimens were harpooned; only two (Nos. 369 and 377) were immobilized by electric anaesthesia. For the final enumeration of the individual specimens, the progressive numbers of the collection of the Brain Anatomy Institute of the University of Bern were used.

The blood samples for haematological research were taken from the rete mirabile surrounding the eyeball immediately after the death of the animal, and crystals of EDTA-sodium salt added in the test tube as anti-coagulant: this part of the blood was used for the assessment of the blood cells, the haemoglobin study and a few plasma investigations. Samples No. 369 and 377 were taken from the artery of the tail.

The blood smears were made in loco; some were fixed with methyl alcohol shortly

[1] Contributions to the Morphology of Cetacea: No. XXIII. Prepared with the assistance of the Swiss National Fund for the Promotion of Scientific Research (Grant No. 3883) and the C. N. R. S., Paris.

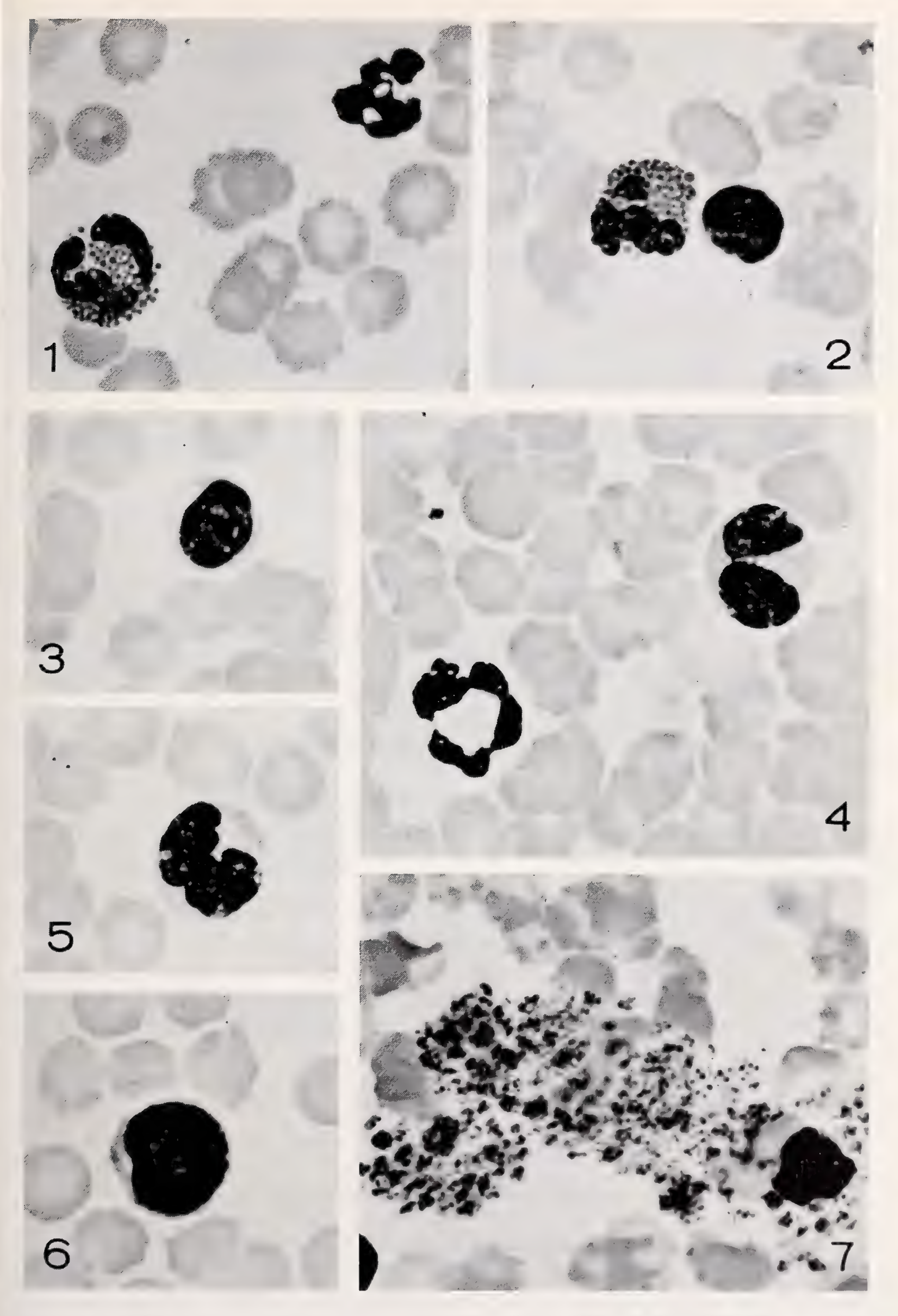


Fig. 1. Leukocytes in the peripheral blood of *Stenella styx* Gray: *1.* Neutrophilic granulocyte and eosinophilic granulocyte. — *2.* Eosinophilic granulocyte and lymphocyte. — *3.* Lymphocyte. — *4.* Neutrophilic granulocyte and monocyte. — *5.*—*6.* Monocytes. — *7.* Accumulation of platelets between two lymphocytes

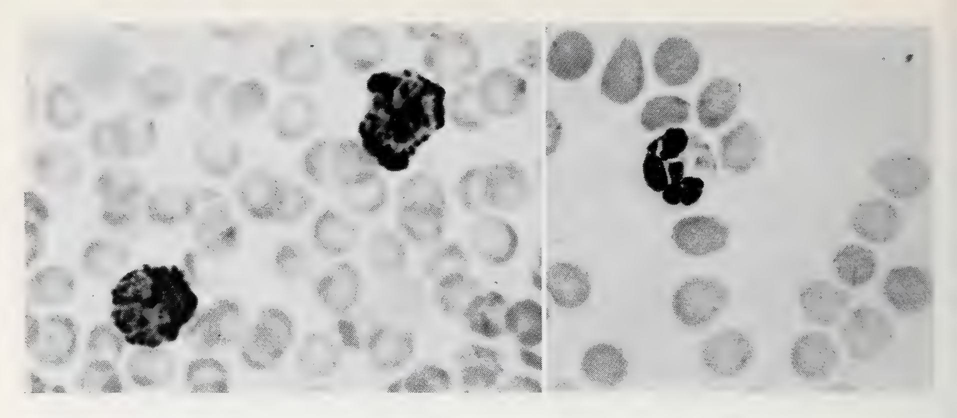


Fig. 2. Detection of "highly persistent" peroxydasis by the benzidine test (modification II of Undritz) in the peripheral blood of *Delphinus delphis* L. *Left* two eosinophilic granulocytes, *right* a neutrophilic granulocyte

after they had been taken and others were kept without fixation for subsequent peroxydasis tests.

The marrow smears were obtained from marrow taken from the scapula or top of the humerus, split into two with a knife and the sectioned surface was rubbed over a slide. It should be noted that both the scapula and the humerus of the *Delphinus delphis* present a compact structure and contain very little bone marrow.

The haematological material was investigated in Trieste, where it was flown as soon as possible after the samples had been taken.

The leukocyte counts were carried out, whenever possible, in the Bürker chamber using Türk's liquid as diluent.

For basic staining we used the panoptic method of Pappenheim with a buffer diluent of phosphates (pH = 7.2); to detect granulations with peroxydasis we used the Graham-Knoll reaction, and to bring to light the eosinophils, modification II according to Undritz (4).

The differential formula for the peripheral blood was obtained by counting an average of 400 nucleated cells for each smear.

The haemomyelogram was compiled by studying 3000 nucleated cells from three different smears of the same marrow. For the identification of the cells we prescinded from haematochemical methods and based our identification on the terminology used by Fieschi (2).

The observations were made with a Leitz microscope (1200 ×) and the microphotographs were magnified 1250 ×[2].

Results and Discussion

Results pertaining to leukocytes found in the bloodstream are set out in Table 1.

As can be seen, the total number of leukocytes per mm³ is relatively uniform. This result should not, however, be considered reproductible as it based on blood tests carried out after a certain lapse of time (6 days or more!), but this average, that is relatively homogeneous in comparison to data obtained by other authors (1, 6, 7, 13) during

[2] The authors wish to acknowledge the helpful technical assistance of Miss M. Antonelli in the present work.

extemporaneous tests on ceteceans, could reasonably be supposed to represent a result that is at least indicative.

The neutrophilic granulocytes exhibit a noticeable variability in percentage (34.5 % to 67.25 %), the causes of which might perhaps find some explanation in the correlation between the said variability and the anatomopathological findings during the working out of results.

Basophilic granulocytes are rarely found in the circulation; we only observed one in the 400 nucleated cells investigated for each smear.

Eosinophilic granulocytes, although present on an average in a high percentage, also exhibit noticeable individual variability that is perhaps in no way related to the common and frequent parasitosis of the animal. The high percentage of eosinophilic granulocytes in the bloodstream has been repeatedly observed by all those who have

Table 1

Leukocytes in the peripheral blood of *Stenella styx* Gray and *Delphinus delphis* L.

No.-Sex-Species	Leuko-cytes mm³	N %	B %	E %	L %	M %	Other cells %	
370 ♂ *Stenella styx* Gray	7,200	52.0	0.0	10.0	33.0	5.0	0.0	
369 ♂ *Delphinus delphis* L.	7,000	67.25	0.25	1.0	29.0	2.5	0.0	
371 ♀	—	51.0	0.0	2.0	44.0	3.0	0.0	
372 ♂	8,100	44.0	0.0	26.0	26.0	4.0	0.0	
373 ♀	—	37.0	0.0	15.0	45.0	3.0	0.0	
374 ♂	8,800	57.5	0.0	10.0	30.5	1.5	0.5	Ebl.
377 ♂	6,900	48.0	0.0	9.5	40.0	2.5	0.0	
379 ♀	—	39.5	0.0	19.5	38.0	3.0	0.0	
382 ♂	—	34.5	0.0	25.0	39.3	1.0	0.2	McN
Mean values	7,700	47.35	0.03	13.5	36.48	2.56	0.08	

N = neutrophilic granulocytes, B = basophilic granulocytes, E = eosinophilic granulocytes, L = lymphocytes, M = monocytes, McN = neutrophilic myelocytes, Ebl. = orthochromic erythroblasts

studied the haematology of cetaceans (Table 2) and, in analogy to human pathology, hypotheses have been formed as to causes ascribable to parasitosis; our opinion on the possible causes of such a high average percentage of eosinophilic granulocytes in *Delphinus* and in *Stenella* can be stated very briefly. In the light of our previous experience, we are in a position to affirm that in other animal groups *(Rattus norvegicus* Berk.), even an advanced degree of infestation with Helminth worms causes no appreciable increase in the eosinophilic granulocytes in the peripheral blood.

It has, however, been determined that it is only in the Fam. Phocidae (Table 2) that the average percentage of eosinophilic granulocytes is similar to that observed in human beings: in the various species of cetaceans so far submitted to haematological studies, an almost constant increase in the percentage of eosinophils has been observed. Lower individual variability can perhaps be claimed for lymphocyte (22—44 %) and monocyte (1—5 %) percentages.

We, like other authors (6, 7, 9) have discovered in some specimens immature cells belonging either to the red series (orthochromic erythroblasts) or the white series (neutrophilic myelocytes). These are, of course, incidental and likely hypotheses attribute them to the often long survival of harpooned, bleeding specimens in water.

Table 2

Percentage composition of nucleated cells found in the blood stream of cetaceans examined up to now and of some carnivores

	Neutrophils	Basophils	Eosinophils	Lymphocytes	Monocytes	Other cells	Authors
Cetacea							
Inia geoffroiensis Blainville	34.0	0.5	22.5	38.0	4.5	—	Knoll, 1932
Stenella styx Gray	52.0	—	10.0	33.0	5.0	—	De Monte and Pilleri
Delphinus delphis L.	47.35	0.03	13.50	36.48	2.56	0.08	De Monte and Pilleri
Tursiops truncatus Montagu	15.6	0.6	11.8	38.3	17.0	16.2	Morimoto and coll., 1921
Tursiops truncatus Montagu	45—85	—	9—40	8—22	0—1	—	Medway and Geraci, 1964
Tursiops truncatus Montagu	45—75	0—1	5—30	10—30	1—6	—	Ridgway, 1965
Lagenorhynchus obliquidens Gill	33.0	—	35.0	24.0	2.0	—	Miller and Ridgway, 1963
Lagenorhynchus obliquidens Gill	40—70	0—1	5—30	10—30	1—6	—	Ridgway, 1965
Orcinus orca L.	54.0	—	1.0	38.0	4.0	3.0	Newman and McGeer, 1966
Globicephala melaena Traill	71,4 ± 18,7	< 1	7 ± 9,2	18,8 ± 6,2	2,6 ± 1,5	—	Medway and Moldovan, 1966
Globicephala scammoni Cope	50—70	0—1	2—20	20—40	4—10	—	Ridgway, 1965
Phocaena phocaena L.	16.0	0.5	13.0	39.0	17.0	14.5	Morimoto and coll., 1921
Phocaena phocaena L.	40—75	0—1	5—20	20—50	0—3	—	Andersen, 1965
Phocoenoides dalli True	60—85	0—1	2—5	10—20	4—10	—	Ridgway, 1965
Delphinapterus leucas Pallas	39.1	1.2	9.0	39.3	11.4	—	Quay, 1954
Physeter catodon L.	26.5	1.5	15.0	33.0	2.0	21.5	Knoll, 1932
Megaptera novaeangliae Borowski	27.0	—	22.0	50.0	3.0	5.0	Knoll, 1932
Balaenoptera physalus L.	34.0	—	25.0	33.0	2.0	6.0	Knoll, 1932
Balaenoptera musculus L.	29.0	—	17.0	48.0	4.0	2.0	Knoll, 1932
Carnivora							
Phoca vitulina L.	46—77	2—6	2—11	8—34	1—7	—	Kraft, 1962
Zalopus caliphornianus Lesson	50—70	0—1	0—3	30—40	3—6	—	Ridgway, 1965

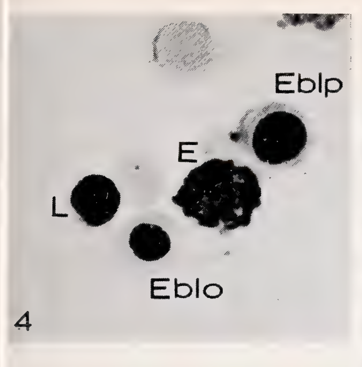


Fig. 3. Haemopoietic marrow tissue of the *Delphinus delphis* L. 1—2 Panoptic staining according to Pappenheim, 3—4 Modification II according to Undritz for the detection of peroxydasis in eosinophilic granulations, N = neutrophilic granulocyte, mMcN = neutrophilic metamyelocyte, E = eosinophilic granulocyte, g = granulations that escaped from the cell when the smear was taken showing positive reaction to the peroxydasis test, L = lymphocyte, Eblb = basophilic erythroblast, Eblp = polychromatophilic erythroblast, Eblo = orthochromatic erythroblast, Pl = plasmocytes

Data obtained up till now on the percentage composition of nucleated cells in the peripheral blood of cetaceans are set out in systematic order according to Hershkovitz (5) in Table 2.

These are results obtained by somewhat different methods with specimens that were nearly always too scarce to give a valid average. A comparison of the percentages obtained by Morimoto et al. in 1921, by Medway and Geraci in 1964, and by Ridgway in 1965, for nucleated cells found in *Tursiops truncatus* Montagu will illustrate the point: it is obvious that the findings of Morimoto and colleagues were based on the study of specimens (if not of one specimen) that had been extremely badly handled,

with the result that the values cited are in obvious disagreement with values given by other authors, and the discovery of anomalous nucleated shapes, probably ascribable to erythroblasts, lends added reliability to the aforesaid hypothesis. The same striking disagreement between the findings of MORIMOTO et al. and the values published by ANDERSEN in 1965 is to be found in results for *Phocaena phocaena* L.: here, again, the values put forward by MORIMOTO et al. differ considerably from values normally given for the species.

The calculation of our average percentages for *Delphinus delphis* is based on results obtained from 8 specimens. This does not, however, mean that they are to be considered indicative: we deem it essential to refer the values of the differential formula of each animal to the results of the anatomopathological test. In our opinion, this is the only way to try interpret certain noticeable variations in percentages observed in single specimens and to establish, by subsequent observations, the true "normality" for animals living in their natural surroundings. It is a known fact that in aquaria cetaceans suffer comparatively frequently from a series of diseases often leading to their death: the most frequent diseases are mycosis and parasitosis that thrive in narrow surroundings and on incorrect diets. Research aimed at establishing „normal" haematological and haematochemical values for animals kept in aquaria always differ, even if only slightly, from that carried out on animals in their natural surroundings. The former is, however, of considerable value from an experimental standpoint, in that it elucidates many of the variations observed in nature.

The results of the haemomyelogram of *Delphinus delphis* L.: taken from specimen

Table 3

Haemomyelogram of *Delphinus delphis* L., ♂, No. 328 and differential leukocyte count of the same specimen compared with the haemomyelogram of a normal adult male human

	Haemomyelogram of the *Delphinus delphis*		Leukocytes in the circulation	Haemomyelogram of a normal adult human of the male sex (acc. FIESCHI)
	cells examined	·/.	·/.	
Haemocytoblasts	9	0.30		0.24
Myeloblasts	91	3.03		1.52
Promyelocytes	92	3.06		2.98
Myelocytes N	135	4.50	0.20	14.70
Myelocytes E	146	4.87		
Metamyelocytes N	62	2.06		9.76
Metamyelocytes E	173	5.76		
Granulocytes N, non-segmented	201	6.70		13.20
Granulocytes N, segmented	556	18.54	34.5	18.60
Granulocytes E	528	17.60	25.0	2.40
Granulocytes B	0	0	0	0.74
Proerythroblasts and basophilic erythroblasts	102	3.40		3.56
Polychromatophilic erythroblasts	328	10.94		11.56
Orthochromatic erythroblasts	151	5.03		9.40
Lymphocytes	233	7.44	39.3	4.18
Monocytes	42	1.40	1.0	2.44
Histiocytes	30	1.00		1.76
Plasmocytes	11	0.37		0.96
Megacaryocytes	0	0		0
Non-identifiable cells	120	4.00		2.00

♂No. 382, are set out in Table 3; the percentage of leukocyetes found in the circulation of the same specimen and percentages for a normal adult human male are also indicated.

A striking feature is the remarkable similarity between the percentages of the two haemomyelograms, with the exception of the noticeable increase in the eosinophil series that reflects the high percentage of granulocytes present in the peripheral blood of *Delphinus.* Because of the large number of eosinophils present (28.23 %) of the marrow elements), we consider it almost essential to carry out, at least on one marrow smear, a test for peroxydasis granules by modification II according to UNDRITZ (4), aimed specificially at detecting the "highly persistent" peroxydasis characteristic of eosinophil granulations. The difficulties encountered in discriminating between the various stages of maturing in both the white and erythrocyte series were no greater than those met when compiling the human haemomyelogram: as always the preparation of the smears and the time taken to stain them play an extremely important role.

At the moment we are not in a position to offer adequate comments on the facts set out in the haemomyelogram, as we lack comparative data from other cetaceans. We hope, however, in the near future, to be able to carry out the same test on other species closely or less closely related to the *Delphinus.*

Summary

Percentage values for nucleated cells circulating in the peripheral blood of *Delphinus delphis* L. and *Stenella styx* Gray have been given and these have been compared with values published in literature for other cetaceans. The paper also contains the first description of the haemomyelogram of a cetacean, *Delphinus delphis* L.

Zusammenfassung

Die Prozentwerte der kernhaltigen Zellen im peripheren Blut von *Delphinus delphis* L. und *Stenella styx* GRAY werden mitgeteilt und mit den Befunden der Literatur über andere Cetaceenarten verglichen. Zum ersten Mal wird das Haemomyelogramm einer Cetaceenart, *Delphinus delphis,* beschrieben.

Riassunto

Vengono resi noti i valori percentuali relativi alle cellule nucleate circolanti nel sangue periferico di *Delphinus delphis* L. e di *Stenella styx* GRAY e questi reperti vengono confrontati con quelli rinvenuti nella letteratura per altri cetacei. Inoltre per la prima volta viene descritto l'emomielogramma di un cetaceo, il *Delphinus delphis.*

Resumé

Les valeurs en pourcents des cellules nuclées dans le sang périphérique de *Delphinus delphis* L. et de *Stenella styx* GRAY sont communiqués et comparées ensuite aux données publiées jusqu'ici sur d'autres espèces de Cétacés. Dans le prèsent travail, le hémomyélogramme d'une espèce de Cétacés, *Dephinus delphis,* est décrit pour la première fois.

Literature

1. ANDERSEN, S. (1966): The physiological range of the formed elements in the peripheral blood of the harbour porpoise, *Phocaena phocaena* (L.) in captivity. Nord. Vet. Med. **18:** 51—65.
2. FERRATA, A., e STORTI, E. (1958): Le malattie del sangue. Ed. Vallardi, Milano.
3. FRINDEL, E., TUBIANA, M., et CHARRUYER, F. (1966): Migration des cellules hématopoïétiques médullaires chez la souris. C. R. Soc. Biol. Fr. **160:** 1190—1193.
4. Hämatologische Tafeln. Sandoz, Basel 1949—1952.

5. Hershkovitz, P. (1966): Catalog of living whales. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **246:** 1—227.
6. Knoll, W. (1932): Das morphologische Blutbild der Säugetiere. I. Allgemeine und spezielle Morphologie der kernhaltigen Blutzellen der Säugetiere. Z. mikr. anat. Forschg. **46:** 51.
7. — (1932): Untersuchungen über die Morphologie des Säugetierblutes. Folia haemat. **47:** 201 bis 219.
8. — (1939): Das morphologische Blutbild der Säugetiere. III. Allgemeine und spezielle Morphologie der kernhaltigen Blutzellen weiterer Säugetiere. Jahrb. Morph. mikr. Anat. **46:** 38.
9. — (1939): Blut und embryonale Blutbildung bei den Walen. Z. Fischerei, Beih. 1, **39:** 1—12.
10. — (1942): Beobachtungen über die Blutzellbildung bei Barten- und Zahnwalembryonen. Z. Fischerei, Beih. 2, **39:** 1—29.
11. Medway, W., and Geraci, J. R. (1964): Hematologie of the bottlenose dolphin *(Tursiops truncatus).* Amer. J. Physiol. **207:** 1367—1370.
12. — (1965): Blood chemistry of the bottlenose dolphin *(Tursiops truncatus).* Amer. J. Physiol. **209:** 169—172.
13. Medway, W., and Moldovan, F. (1966): Blood studies on the north-atlantic pilot (pothead) whale, *Globicephala melaena* (Traill, 1809). Physiol Zool. **39:** 110—116.
14. Morimoto, Y., Takata, M., und Sudzuchi, M. (1921): Untersuchungen über *Cetacea.* I. Vorversuche. Tohoku Journ. Exper. Med. **2:** 21.
15. Newman, M. A., and McGeer, P. L. (1926): The capture and care of a Killer Whale, *Orcinus orca,* in British Columbia. Zoologica (N. Y.) **51:** 59—70.
16. Quay, W. B. (-954): The Blood cells of Cetacea with particular reference to the Beluga *Delphinapterus leucas* Pallas, 1776. Säugetierk. Mitt. **2:** 49—54.
17. Ridgway, S. H. (1965): Medical care of Marine mammals. Journ. Am. Vet. Ass. **147:** 1077 to 1085.
18. Ridgway, S. H., and Johnston, D. G. (1966): Blood Oxygen and Ecology of Porpoises of three Genera. Science **151:** 456—458.
19. Simpson, G. G. (1945): Principles of Classification and a Classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **85:** 1—350.
20. Slijper, E. J. (1963): Whales. Hutchinson, London.

Adresses of the authors: Dr. med. T. De Monte, Laboratory for medico-biochemical Researches, Via C. Battisti 4, Trieste, Italy, and Dr. med. G. Pilleri, Brain Anatomy Institute, 3072 Waldau / Bern, Switzerland

Spielbereitschaft beim Wisent

Von Erna Mohr

Eingang des Ms. 1. 4. 1967

„Welch fürchterlich Geschöpf, welch schreckende Figur,
welche Muskeln — welche Sehnen! Welche fremde Kreatur!
Wie ein Erden-Behemoth, scheinen seine Knochen Ertz,
seine Hörner würcklich Eisen . . .
Wie so wild und fürchterlich ist sein starker Kopf behaart,
Es vermehrt sein wildes Aussehen sonderlich sein dicker Bart,
Ein gesetzter Mut belebt ihn, ihm ist keine Furcht bekannt,
Er kennt seiner Hörner Kraft, wo er stehet, hält er Stand."

So charakterisiert der alte Ridinger den Wisent in der Unterschrift zu seinem wohlgelungenen Stich eines Wisentbullen. Und Brehm berichtet: „Sein Kopf ist mäßig groß und durchaus nicht plump gebaut . . . der Gang ein rascher Schritt, der Lauf ein schwerer, aber schnell fördernder Galopp. Ältere Tiere erscheinen uns als ernste, fast mürrische, leicht reizbare und jähzornige, jeder Tändelei abholde Wesen".



Abb. 1. Wisentstier „Herbert“ spielt mit seinem Sohn im Tierpark Berlin-Friedrichsfelde; er lässig, der Kleine sehr viel behender. (Photo: H. ZIMMER, 1957)

Daß dies entschieden zu schwarz gemalt ist, sieht man sehr bald, wenn die Kälber einige Monate alt sind und ihren mächtigen Vater zum Spielen auffordern. Im Gegensatz zu den Hengsten der Einhufer sind bei den meisten Rindern die Bullen durchaus bereit, sich auf Spiele mit ihrem Nachwuchs einzulassen, und sei es nur, daß sie gutmütig dem Druck oder Puff gegen die Stirn ihres gesenkten Hauptes standhalten, wenn das Kalb oder der Jährling gegen ihn anrennt. Normalerweise geschieht bei solcher Rangelei nichts Böses. Zur Brunftzeit kann es allerdings vorkommen, daß dem Stier das Spielverlangen der Kleinen lästig wird und er sie mit einer heftigen Kopfbewegung abwehrt. Das ist aber nicht bös gemeint, wenn es auch für die Kleinen böse Folgen haben kann und gelegentlich eines dabei geforkelt wird. Jährlinge wissen sich besser in Acht zu nehmen. Und noch ältere Jungbullen, die vom Stier als Nebenbuhler angesehen und durch ihn gefährdet würden, nimmt man im Zoo aus der Gruppe heraus. Im geräumigeren Wildpark weichen sie dem Hauptstier schon freiwillig aus.

Nur wenige Wisentbullen erlauben wenigstens zeitweise, daß ihnen vertraute Menschen sich ihnen ohne schützenden Zaun nähern und sich berühren lassen, wie der gute „Benno“ im Neandertal es seinem ständigen Betreuer auch mitten im Freigehege gestattete. Aber er mußte — wie alle Stiere — dabei ständig scharf beobachtet werden. Wie seine übrigen Artgenossen konnte er unvermutet „verrückt spielen“, plötzlich Gebüsch zerschlagen, den Boden „pflügen“ oder auch Angriffe — beim „Benno“ waren das zumeist Scheinangriffe — gegen den Pfleger bzw. dessen Besen ausführen.

Der erste Hauptstier im neuen Białowieza zwischen den Kriegen — der „Borusse“ — war zeitweilig so vertraut, daß er durch die Futterluke hindurch Stirnkontakt (wie mit Jungwisenten) gestattete. „Borusse“ nahm nur dann Stirnkontakt auf, wenn man sich bei ihm hinhockte und so die Stirn des Besuchers etwa in gleicher Höhe war wie bei einem Jungtier, das ihm die Stirn bot. Stand man aber aufrecht vor ihm, dann schlug er meistens mit dem Kopf seitlich und versuchte zu hakeln wie bei einem älteren Artgenossen. Man konnte ihm aber schwerer als dem „Benno“ ansehen, wann es ihm „reichte“, er selbst schieben oder mit einer heftigen Seitwärtsbewegung des mächtigen Hauptes Schluß machen wollte. Da war für seinen Spielpartner stets wache Vorsicht Grundbedingung.

Das Bearbeiten von Gebüsch und Jungholz gilt keineswegs nur immer dem Ab-

reagieren von Unmut oder überschüssiger Kraft. Zeigt das Tier dabei gelöste Körperhaltung, ist das ein Zeichen für nur spielerische Betätigung ohne erheblichen Kraftaufwand.

Daß aber der Umgang mit Wisentbullen auch mit weitgehender Sicherheit für den zweibeinigen Partner möglich ist, zeigt ein Experiment mit der Aufzucht und Erziehung einer Anzahl halbjähriger Wisentbullen, die dem Dompteur VIKTOR TICHONOW beim Zirkus Jaroslawl (U. d. S. S. R.) überlassen wurden. Bei der beträchtlichen Zunahme des Wisent-Weltbestandes entstand in den letzten Jahren ein so weitgehender Überschuß an männlichen Wisenten, daß man kaum mehr weiß, wo man sie unterbringen kann, so daß sie z. T. nur zum Fleischpreis verkäuflich sind — bei einem Weltbestand an Wisenten von rund 860 in 1967. Viele Bullen sind überzählig und für die Zucht überflüssig. Weibliches Zuchtmaterial dagegen ist noch immer relativ hoch im Preis.

Im Urwald von Białowieza leben seit geraumer Zeit zwei Wisentherden in völliger Freiheit — eine auf polnischem, die andere auf sowjetischem Gebiet. Die Verwaltung des sowjetischen Wildreservats Beloweschskaja Puschtscha überließ im Herbst 1962 dem Dompteur TICHONOW sieben halbjährige Wisentbullen, denen zunächst einmal der Umgang mit Menschen beigebracht werden mußte. So hatten sie jeden Tag eine „Spielstunde", während welcher sie sich frei im Zirkushof tummeln durften. Die Belegschaft bildete dabei eine Kette, die absolut respektiert wurde. Die Tiere bewegten sich nur innerhalb des Kreises der sich an den Händen haltenden Zirkusleute. Angriffe kamen dabei nicht vor; im Gegenteil, von einzelnen der vertrauten Pfleger und Pflegerinnen ließen sie sich berühren und am Kopf kraulen.



Abb. 2. Ließ der damals 10 Jahre alte Wisentstier „Borusse" in Bialowieza sich vom vor ihm hockenden Menschen am Nasenrücken kraulen, dann nahm er gleich darauf von sich aus Stirnkontakt auf. War er nicht in Spiellaune, stieß er die Hand sofort heftig zurück. (Aufnahme: Dr. AD. RZĄŚNICKI, Bialowieza 1937)

Bevor es an die Arbeit ging, ließ man die Stiere sich zunächst etwas austoben. Sie rangelten miteinander, nahmen Autoreifen auf die Hörner und warfen sie umher — und was weiter dem Bewegungsdrang und Spielverhalten solcher urwüchsigen Jungtiere entspricht.

Für den weiteren Bericht kann ich mich nur an die Ausführungen der Reporterin E. KLUTSCHENSKAJA halten, die einigen Dressurproben und Auftritten beigewohnt hat (Freie Welt, 1. Januarheft 1967). TICHO-



Abb. 3. Wisent, Tigerin, Gepard, Hund und Dompteur TICHONOW im trauten Verein im Zirkus Jaroslawl (UdSSR)

NOW brachte die Wisente nach einem Vierteljahr der Schulung probeweise und heimlich in die Manege. Die Tiere tobten in der unbekannten Umgebung, und eines von ihnen landete mit einem mächtigen Satz in der siebenten Reihe des Zuschauerraums. Im Gegensatz zum Gestühl geschah dem Wisent dabei nichts.

TICHONOW hatte geplant, seine Wisente mit Tigern zusammen arbeiten zu lassen. Aber die Tiger erkrankten, und erst 1965 waren sie soweit wieder hergestellt, daß er den Aufbau seiner Nummer beginnen konnte mit den jetzt erwachsenen, reichlich

dreijährigen Bullen. Anfangs war das Zusammengewöhnen nicht ganz einfach, da zunächst eine Tigerin einmal von dem Leitbullen gegen das Gitter geschleudert wurde. Der große Ussuri-Tiger dagegen sprang einem der Stiere auf den Rücken und bearbeitete ihn mit Pranken und Zähnen, hatte aber – wie sich nachher herausstellte – nicht durch die Wolle hindurchkommen können. Jedenfalls blieb der Wisent heil, und ohne Eingreifen des Dompteurs würde jener den Tiger zerquetscht haben. Dieser nahm aber bald wieder die Gelegenheit wahr, dem Bullen eins auszuwischen. Als bei einer Probe der Wisent den Hocker umriß, auf dem die Tigerin saß, flüchtete sie, verfolgt von dem Stier. Als beide bei dem Tiger vorbeitobten, setzte dieser mit einem mächtigen Hieb in die Weichen des Bullen ihm eine zweihändegroße Wunde. Beim Anblick des spritzenden Blutes gingen jetzt alle vier Tiger auf den Wisent los. Mit dem altbewährten Wasserstrahl wurde diese Auseinandersetzung aber schnell beendet. Damit war dieser Zwischenfall für alle Tiere erledigt. Sie arbeiteten hinterher wieder gut und friedlich zusammen.

Der Dompteur TICHONOW selbst wurde nie angegriffen, sein Assistent dagegen trug bei einem Schlichtungsversuch zwischen zwei Bullen einige Rippenbrüche davon. TICHONOW meint: „Mit Stock und Knallpeitsche können Sie einen Tiger zur Räson bringen, auf vollerwachsene Wisente machen derartige Scherze nicht den geringsten Eindruck. Was sie machen, tun sie mir zu Gefallen. Sie haben inzwischen eingesehen, daß *mein* Dickkopf noch größer ist."

Die Tiere haben sich längst völlig aneinander gewöhnt. Die Tigerin läßt sich ohne Furcht vom Wisent beschnuppern und läßt sich von ihm eine mit den Zähnen gehaltene Möhre abnehmen. Ein Wägelchen, besetzt mit Tigern und Hunden wird von dem freigehenden Wisent in die Manege geschoben. Die Stiere drehen ihre Runden zwischen



Abb. 4. Es dauerte lange, bis man den Wisenten abgewöhnen konnte, „versehentlich" die Podeste umzuwerfen. Im Zirkus Jaroslawl (UdSSR)

den Tigerpodesten hindurch, wie wir es sonst nur von Pferden kennen. KLUTSCHEWSKAJA schließt ihre Reportage: „Unter der Zirkuskuppel verlöschen die großen Scheinwerfer. Ein Mädchen im bunten Kostüm betritt die Manege. Walzerklänge erklingen. Zugleich mit der Tänzerin drehen sich vier zottige Riesen. TICHONOWS große Nummer wird noch ausgefeilt, und sicher gibt es neue Überraschungen im kommenden Herbst, zur Moskauer Premiere."

In mancher Weise kann man das Verhalten der Wisente dem Menschen gegenüber mit dem von Bären vergleichen. Sie können reizend harmlos und spielerisch scheinen. Aber oft völlig unerwartet und anscheinend unbegründet schlagen Stimmung und Verhalten um, und mit ihren artgemäßen Mitteln gehen sie dann gegen alles los. Sie können nette Spielkameraden sein, aber leichter als der ohne Schwierigkeit „an die Wand gespielte" Mensch tut sich als ihr Spielpartner ihr dafür zweckmäßiger konstruierter Artgenosse.

Ich danke Herrn Prof. Dr. H. DATHE für seine freundliche Vermittlung und Herrn Chefreporter HANS FROSCH (Freie Welt) für die Überlassung der Zirkus-Aufnahmen.

Zusammenfassung

Erwachsene Wisentbullen spielen mit den Kälbern, in jüngeren Jahren auch miteinander. Vertraute Menschen können in die etwas derben Spiele einbezogen werden. Die Höhe des menschlichen Kopfes im Verhältnis zu der des Wisents bestimmt dann dessen Spieltechnik. Wisentbullen konnten in Zirkusnummern eingefügt werden.

Summary

Adult Wisent bulls play with calves and before reaching adulthood with each other. Familiar human beings can be drawn into the rather rough play. The height of the human being's head in relation to that of the Wisent determines the play technique. Wisent bulls can be used in circus acts.

Anschrift der Verfasserin: Dr. ERNA MOHR, 2 Hamburg 62, Kraemerstieg 8

Territorium und Markierung beim Wisent

Von M. ZABLOCKI

Eingang des Ms. 10. 1. 1967

Streng festgelegte Territoriumsgrenzen existieren bei Wisenten in voller Freiheit wahrscheinlich überhaupt wenig. Sie markieren in solchem Fall nicht die Grenzen, sondern das ganze von ihnen bewohnte Territorium.

Bei Gehegehaltung ergibt sich aber eine völlig andere Situation, wenn die Tiere in großen abgegrenzten Waldstücken leben, die wir „Sagon" nennen. In solchen Sagons wird eine Markierung entlang des Gehegezaunes nur dann bemerkbar, wenn das benachbarte, durch einen Korridor getrennte Gehege ebenfalls von Wisenten bewohnt wird. An derjenigen Gehegeseite, wo sich nur Wald ohne Wisente befindet, bemerkt man keinerlei Markierung.

Zur Markierung werden die Bäume von den Tieren mit den Hörnern geschrammt, wobei sie mit den Hornspitzen in die Holzfaser einschneiden; darauf werden Kopf, Hals und Flanken am Baum gerieben. Es ist möglich, daß diese Betätigung auch noch andere Gründe hat.

In meiner Arbeit „Gehegehaltung, Fütterung und Transport der Wisente" (Moskau, 1957) zeigte ich, daß die Wisente zu diesem Zweck hauptsächlich Nadelbäume wählen; an erster Stelle steht Kiefer, dann folgen Fichte und Tanne. Es gefällt den Wisenten offensichtlich, daß die korkartige Rinde der Kiefer dem Druck der Hörner leicht nachgibt. Letztere nutzen sich dabei ab, und die Enden der Hörner werden spitz. Am häufigsten tun das Stiere und erwachsene Kühe, während Kälber und Jungwisente, bei denen das Horn noch nicht hart geworden ist, es niemals machen. Dieses Verhalten steht nicht im Zusammenhang mit der Brunft. Außerhalb der Brunftzeit scheuern sich sowohl erwachsene als auch junge Tiere mit großer Lust die Flanken an der rauhen Rinde von Erle und Birke. Wir bezeichnen solche Bäume als „Kardätschen". Sie existieren als solche viele Jahre, und die Wisente kommen wiederholt zu ihnen, um sich zu scheuern. Damit ist gleichzeitig eine Hautmassage verbunden, und gleichzeitig werden ausgefallene Haare entfernt. Die rauhe Oberfläche der Bäume wird zuletzt ganz glatt, wie abgeschliffen.

Die Markierung an Nadelbäumen betreiben die Wisente hauptsächlich in der Brunftzeit, wenn sie erregt sind. Offensichtlich verfolgen sie aber mit der Markierung noch andere Ziele.

In der zweiten Sommerhälfte sind blutsaugende Insekten vorhanden und Fliegen, die Überträger der Eier jenes Parasiten, der sich auf den Augen lokalisiert *(Thelazia rhodesi)*. Wenn die Wisente den Kopf am frischgeritzten Stamm der Kiefer reiben, dann bedeckt das herausquellende Harz die Maul- und Augengegend wie einen Panzer. Es ist anzunehmen, daß dieser klebrige und wohlriechende Panzer die Fliegen abhält und somit die Wisente vor Augenkrankheiten schützt. Der Geruch des Kiefernharzes — bei uns „Shiwitza" genannt — behagt den Wisenten offensichtlich, so etwa wie sich Fuchs und Hund auf einem verwesenden Frosch wälzen.

Alle Wisente lieben das Sandbad oder ein Bad auf Schwarzerde. Das macht sich besonders bemerkbar an Stellen alter Meiler, wo man Holzkohle brannte und der Boden davon gesättigt ist, oder an alten Feuerstellen, wo noch Asche vorhanden ist. Bei sehr starker Sommerhitze, wenn viele blutsaugende Insekten vorhanden sind, wälzen sich hier alte und junge Wisente, sowohl Tiere als auch Stiere, saugende Kälber weniger. Ich nehme an, daß damit die Wisente nicht nur die Blutsauger vertreiben, sondern sich auch auf diesem Wege von kleinen Hautparasiten befreien, kleinen Zecken, die mit bloßem Auge nicht zu erkennen sind; sie werden auch für den Biber beschrieben. Dieses Wälzen am Boden ist eine volle Analogie zum Verhalten der Hühnervögel, sowohl Haus- als auch Wildhühner, die sogenannte Sandbäder haben.

Wenn die Wisente beginnen, sich im Sand zu wälzen, wobei sie sich auf die Vorderbeine niederlassen und mit dem Behang die Erde zerstreuen, urinieren sie tatsächlich oft, aber mir scheint, nicht immer. Das findet man bei Bullen und bei Tieren. Danach wälzen und schütteln sie sich und beginnen, sich an den Bäumen zu scheuern. Zum Urinieren und Wälzen sind aber einige besondere Vorbedingungen nötig.

In einem Gehege, wo lange eine kleine Gruppe von Wisenten lebte, deren gegenseitiges Verhalten und die Hierarchie schon abgeklärt ist, wird eine Kuh eingesetzt. Mit ihr wird ein Kampf durchgeführt, nach dessen Ausgang sie ihren Platz in der Herde einnimmt. In diesem Fall macht die stärkste und älteste Kuh etliche Vorbereitungen; sie uriniert, läßt sich auf die „Knie" nieder vor dem Wälzen und wälzt sich. Stiere wälzen sich in diesem Fall nicht. Das Tier ritzt nach dem Wälzen mit den Hörnern eine Kiefer und beginnt dann mit dem neuen Weibchen einen Kampf, falls dieses stark genug ist, um Anspruch auf den ersten Platz in der Herde zu fordern.

Im Schutzgebiet, wo einige Gehege vorhanden sind, die durch einen Korridor voneinander getrennt sind, lebt mit einer Gruppe von Tieren jeweils nur ein Stier zusammen. Nähert er sich aus der Tiefe des Waldes dem Korridor und sieht im benachbarten Gehege einen anderen Stier, dann wälzt er sich. Das Gleiche tut auch der andere Stier; dann stoßen sie mit den Hörnern auf eine Kiefer, reiben sich Kopf, Hals und Flanken an der Rinde. Bevor sie sich wälzen, lassen sie sich vorn nieder, verteilen mit dem Halsbehang, dem Bart, die Erde und urinieren in diesem Moment, wobei der Urin sich mit Kraft, krampfartig und in geradem Strahl ergießt. Das ist keine Markierung, sondern eher ein eigenartiges Ritual, das dem Kampf vorausgeht, ein Imponierverhalten.

Wenn es ein erwachsener Wisentstier verstanden hat, aus dem Gehege in die Freiheit auszubrechen, wobei er die Umzäunung niederreißt, wählt er in einer Entfernung von 20 bis 25 m vom Gehege entfernt eine Kiefer aus, beginnt sich zu wälzen, zu urinieren und dann den Baum mit den Hörnern zu schrammen. Dann beginnt er sich mit dem frisch hervorquellenden Harz einzureiben. Da kein anderer Stier vorhanden ist, kann man dieses Verhalten schon als eine Markierung ansehen. Mit anderen Worten: in allen Fällen muß mit der Markierung irgendein Umstand verbunden sein, der den Stier — oder seltener das Tier — in Erregung versetzt.

Es scheint mir so, als ob das Ausspritzen des Urins mehr ein Resultat der Erregung ist, als das des Bestrebens, mit seinem Geruch zu markieren. Ich nehme an, daß der Geruch der Wisentausdünstung zur Markierung völlig genügt; er haftet auch an der Rinde des Baumes. Urin jedoch bleibt bei den Stieren meistens nur am Bauch und an den unteren Teilen der Flanken, mit denen sie den Baum praktisch gar nicht berühren.

Bei den weiblichen Tieren ist eine Markierung mit Urin noch weniger wahrscheinlich, weil der Urin nach hinten ausgestoßen wird und fast nicht in die Staub- oder Sandwanne fällt, in welcher sie sich nach dem Nässen wälzen. Die erwähnte „Markierung" der Bäume dagegen besitzt für die Tiere zweifellos Signalcharakter. Der Wisentbulle — oder die Wisentkuh — die in ein für sie noch neues Gehege eingesetzt werden, und die Bewohner dieses Geheges noch nicht sehen, aber ihren Geruch spüren, wählen sich zum Markieren einen solchen Baum aus, der schon früher von den Gehegeinsassen markiert wurde. Die Neuankömmlinge sind bestrebt, an diesem Stamm ihren Eigengeruch zu hinterlassen. Das ist sogar der einleitende Schritt zur Behauptung des eigenen Platzes in der neuen Herde.

Ich verweilte ausführlich beim Verhalten der Wisente unter Gehegebedingungen. Aber das Gleiche geschieht auch, wenn wir einen neuen Wisent in eine Gruppe in voller Freiheit lebender Wisente überführen oder treiben. Das Verhalten beim Zusammentreffen zweier freilebender Wisentherden ist schwer abzuschätzen, weil bei uns zur Zeit nur jeweils eine Herde in einem Reservat lebt. Eine Ausnahme macht das Kaukasus-Naturschutzgebiet; aber dort leben Wisent-Bastarde (Wisent × Bison), und ihr Verhalten kann infolge des anderen Vorfahren, des amerikanischen Bisons, einen anderen Charakter haben. Zweifellos ist aber, daß beim Zusammentreffen von zwei Gruppen von Tieren, die sich längere Zeit nicht gesehen haben, beim Verschmelzen der Gruppen ein erneuter Kampf um den Platz in der Herde einsetzt mit dem entsprechenden Ritual: sie beginnen wieder, sich zu wälzen und weiter, wie oben beschrieben.

Literatur

Barabasch-Nikiforov, I. I., and Formozov, A. N. (1963): Theriologie. Moskau (Russisch).
Zablocki M. A. (1957): Gehegehaltung, Fütterung und Transport der Wisente. Moskau (Russ.)
— (1965): Der Wisent und die Kulturlandschaft. Probleme der Jagdwirtschaft der UdSSR. Moskau (Russisch).
— (1967): L'aurochs dans les habitats cultivés. VIIe Congres des biologistes du giber. Beograd.

Anschrift des Verfassers: Dr. Michael Zablocki, Danki, Serpuchov, Mosk. obl., Zapovednik, USSR

Zu Territorium und Markierung bei den Wisenten in Springe

Von F. Türcke

Eingang des Ms. 7. 6. 1967

Das Territorium für Wisente bei Gehegehaltungen ist ohnehin durch die Begrenzung der Zäune gegeben. Die im Saupark bei Springe lebenden Tiere haben einen Lebensraum von etwa 40 ha, der jedoch aus Gründen der Sonderstellung überzähliger Stiere in Einzelgattern wesentlich verringert wurde. Sowohl in einem Gatter von etwa 12 ha als auch in dem von 4 ha verhielten sich die Wisente in ihrer Gelassenheit, Sturheit und Unberechenbarkeit ohne Anzeichen spezifischer Territorialansprüche oder auch Markierungstendenzen.

Die Bewachsung in den Gehegen auf dem grundwassernahen Lößlehmboden besteht aus alten Eichen, Buchen, Hainbuchen, Erlen und einigen Weißdornbüschen. Man hat den Eindruck, daß die Wisente den Wechsel zwischen Bruchboden und trockner Düne lieben. Sie bevorzugen zum Ausruhen die großen Sandplätze, die eigens für die Tiere errichtet worden sind. Hier wälzen sich ohne Ausnahme alle Wisente in unregelmäßigen Zeitabständen. Offenbar wälzen sich die Stiere am häufigsten, dann die älteren Kühe, die Kälber sehr selten. Der Stier wälzt sich am meisten dann, wenn er allein auf dem Sandhaufen geruht hat — und beispielsweise die übrigen Glieder der Herde in eine gewisse Entfernung weggezogen sind. Ein Benässen des Wälzplatzes (außerhalb der Brunftzeit) vor oder nach dem Wälzen wurde wohl gelegentlich einmal beobachtet, konnte aber nicht als typisches Markierungsverhalten gedeutet werden.

In der Brunftzeit allerdings näßt der Stier am Sandplatz, scharrt mit den Vorderläufen und bedeckt sich auf solche Weise mit Sand, wälzt und schüttelt sich und stößt gelegentlich auch mit den Hörnern an einen Stubben. Diese Verhaltensweise ist offenbar als Handlung zu werten, die der Erregung entspringt; sie kann weniger als eine Markierung angesehen werden.

Bei Sonneneinstrahlung im Sommer suchen die Wisente die schattigen Stellen des Waldbestandes auf, wo die Tiere in der bekannten, raschen Atemtätigkeit bei Hitze auf kühlere Plätze drängen. Auch an diesen „sandlosen" Orten wälzt sich mitunter der Wisent — ohne besondere Vorbereitung, ohne Scharren mit den Vorderläufen — woraus Rückschlüsse auf ein Markierungsverhalten gezogen werden könnten.

Das Reiben der Decke — Träger, Haupt oder Flanken — an Bäumen, besonders an der borkigen Eiche, wurde hier als das Bedürfnis angesehen, sich das Winterhaar abzuscheuern. Man sieht oft genug bis in den Sommer hinein, daß die Wisente Juckreiz empfinden, wenn sie ihre Decke mit den Winterhaarpolstern zuckend vibrieren lassen. Die Wisente in Springe behalten auffällig lange, oft bis in den September hinein, Reste vom Winterhaar. Deshalb wird auch beabsichtigt, in den Gehegen Fichtenwipfel in dreifacher Weihnachtsbaumlänge anzubringen, um den Tieren gewissermaßen die Haarpflege zu erleichtern.

Ein Schrammen der Hörner an den Bäumen wird nicht regelmäßig vorgenommen, auch nicht mit dem Ziel, mit den Hornspitzen in die Rinde einzudringen. Eher besteht ein besonderes Vergnügen darin, die zur Äsung hingeworfenen Weidenzweige *(Salix caprea)* mit den Hörnern aufzuheben und sie auch durch die Luft zu schleudern. Diese Handlungen sind aber offenbar nur Spielereien und das Bestreben, die Zweige zu wenden, um die Rinde auf der anderen Seite schälen zu können.

Die Brunft (Juli/August) spielt sich normalerweise ohne Unruhe ab, da bisher nur

ein deckfähiger Stier bei der Herde belassen wurde. Die übrigen Stiere im Sondergatter, dreißig bis dreihundert Meter von der Herde entfernt, waren in der Brunftzeit zwar etwas erregter als sonst, aber es ist nicht zu ernsten Kämpfen untereinander gekommen. Typische Markierungshandlungen, die sich wiederholten, sind nicht beobachtet worden, nicht einmal das Benässen des Wälzplatzes. Die Stiere zogen lediglich häufiger an derjenigen Zaunseite entlang, die der übrigen Herde zugewandt war.

Bei Auftreten von Gefahren, sei es, daß ein Hund mit in das Gehege genommen wurde oder ein Tier gefangen werden sollte, rudelten sich die Wisente zusammen, nahmen Kampfstellung ein, in dem eindeutigen Bestreben, ihr Territorium zu verteidigen. Ebenso verteidigte die Kuh ihr frisch gesetztes Kalb vor dem eifersüchtigen Zugriff des vorjährigen Kalbes oder des Hauptstieres. Jedes neu hinzukommende Tier mußte erst in die Gemeinschaft aufgenommen werden oder sich seine Stellung in der Herde erkämpfen. Eine ähnliche Verhaltensweise kann man aber auch bei anderen Tierarten beobachten.

Nun kann es natürlich möglich sein, daß hier im Springer Gehege die Verhaltensbeobachtung hinsichtlich der Territoriumsansprüche und der Markierung nicht exakt genug durchgeführt worden ist. Wahrscheinlich wird wohl das arteigene Markierungsverhalten infolge der unnatürlichen Gehegehaltung sich zumindest zurückgebildet haben, sonst müßten in der fast 40jährigen Wisenthaltung sich wiederholende, typische Handlungen aufgefallen sein. Zweifellos fehlt den Wisenten in Gehegen die nötige Bewegung, die Tiere in völliger Freiheit im Existenzkampf auch zwangsweise haben würden und wodurch sich letztlich auch eine Tierart stark und gesund zu erhalten vermag. Wir haben deshalb hier auch damit begonnen, den Wisenten in gewissen Zeitabständen durch Antreiben die nötige Bewegung zu verschaffen. Wir glauben, damit einen Beitrag für die Gesunderhaltung zu liefern.

Größere Unterschiede wurden allerdings im individuellen Verhalten der Wisente festgestellt: Der eine Stier hat Angewohnheiten, die der andere nicht besitzt, die eine Kuh ist bösartig, die andere nicht, das eine Tier bevorzugt eine besondere Stelle im Gehege, das andere hält sich gern unter dem Schleppdach auf — u. s. f. — mit interessanter psychophysisch bedingter Verhaltensweise bei einzelnen Tieren und auch in der Gemeinschaft. Je mehr man sich mit den Wisenten beschäftigt, um so größere Hochachtung bekommt man von ihrer Seele . . ., ausgeprägtes Territoriums- oder Markierungsverhalten war jedoch im Springer Gehege bisher ohne Bedeutung.

Anschrift des Verfassers: Dr. FRIEDRICH TÜRCKE, Oberforstmeister, 3257 Springe, Forstamt Saupark

SCHRIFTENSCHAU

Fauna and Flora. Hrsg. Dr. R. BIGALKE. An official Publication of the Transvaal Provincial Administration. No. 17, 1966.

Wiederum ist ein interessantes Heft vorgelegt worden, welches das Interesse des Säugetierforschers verdient. STEYN berichtet über Wildtierfarmen und Jagdzonen, DAVIS über einige Probleme der Taxonomie und Biogeographie kleiner Nagetiere Transvaals, R. BIGALKE über das erste südafrikanische Wildtierreservat und VAN ZYL über die Implantation der Embryonen des Springbockes und die Ovulation bei *Syncerus caffer*. Über Probleme der Coccidiosis bei Antilopen gibt R. D. BIGALKE einen interessanten Bericht. W. HERRE, Kiel

Play, Exploration and Territory in Mammals. Edited by P. A. Jewell and Caroline Loizos. Symposia of the Zoological Society of London, Number 18. Academic Press, London and New York 1966. 280 S., Abb. 70 sh, $ 11.50.

Die wissenschaftlich sehr aktive Zoologische Gesellschaft in London, die u. a. auch die Tiergärten in Regent's Park und Whipsnade betreibt, hat es bereits zu einer wertvollen Tradition werden lassen, internationale Symposien über die verschiedensten biologischen Themen zu veranstalten und die Beiträge der Teilnehmer jeweils in Buchform zu veröffentlichen. Dem Leser wird auf diese Weise sozusagen ein Querschnitt durch den gegenwärtigen Stand unseres Wissens über die gewählten Themen geboten. Diese erstrecken sich z. B. von Fisch-Hormonen bis zur Säugetier-Haut, von der Tier-Tuberkulose bis zur Soziologie. Da die einzelnen Redner ganz verschiedene Arbeitsrichtungen vertreten, wird das gestellte Thema jeweils in äußerst anregender Weise von den verschiedensten Gesichtspunkten aus beleuchtet.

Die hier zu besprechenden Ergebnisse des in Zusammenarbeit mit der Association for the Study of Animal Behaviour und der Mammal Society durchgeführten 18. Symposiums haben Spiel, Auskundschaftung und Territorium zum Gegenstand, zu dessen Behandlung 15 Teilnehmer beigetragen haben. Ein Autoren- und Art-Register erhöht den Wert dieses durch zahlreiche Abbildungen illustrierten stattlichen Bandes.

Die Zahl der Mitarbeiter verbietet es, jeden Beitrag einzeln zu besprechen. Sie handeln vom Spiel bei Säugetieren (Caroline Loizos) allerdings unter Vernachlässigung maßgebender deutschsprachiger Arbeiten (z. B. M. Meyer-Holzapfel im Handbuch der Zoologie VIII 1956: Das Spiel bei Säugetieren). R. Schenkel berichtet über Spiel, Auskundschaftungsverhalten und Territorialität von Löwen im Nairobi Nationalpark (ca. 50 Quadratmeilen), in dem etwa 20 bis 30 Löwen wohnen oder verkehren und wo merkwürdigerweise ein Löwe mit ausgeprägtem Territoriumsverhalten kurzerhand kastriert wurde.

T. B. Poole beschreibt aggressives Verhalten vom Iltis. M. S. Halliday (Exploration and Fear in the Rat) fand u. a., daß Angst eine wichtige Rolle spielen kann als Motiv zum Auskundschaften. Corinne Hutt vom Park Hospital for Children, Oxford, beschäftigt sich mit Auskundschaften und Spielen bei Kindern und warnt davor, bestimmte Verhaltensweisen als Spiel aufzufassen nur deshalb, weil sie bei jungen Tieren vorkommen.

Zoofreunde werden ihre helle Freude haben am einleitenden Satz von P. A. Jewells Beitrag über den Begriff „Home Range" bei Säugetieren; er lautet in deutscher Übersetzung: Alle landbewohnenden Säugetiere verbringen ihr Leben in einem begrenzten Gebiet. (All terrestrial mammals spend their lives in a confined area). Dabei sind, wohlgemerkt, nicht etwa Zootiere, sondern die sogenannten freilebenden gemeint.

Ortsveränderungen und Territoriums- bzw. Home-Range-Verhalten werden von L. E. Brown gründlich untersucht; die Territorien von kleinen Raubtieren durch J. D. Lockie. D. Kleiman schildert das Duftmarkieren bei 14 Arten von Caniden.

P. Grubb und P. A. Jewell beobachteten das Sozialverhalten und die Home Range des nahezu wildlebenden Soay-Schafes, während V. P. W. Lowe die Verteilung des Rotwildes auf der Insel Rhum untersucht hat. Mit Nagetieren *(Sciurus carolinensis)* haben sich J. C. Taylor und L. Ryszkowski (Nutria, *Myocastor coypus)* beschäftigt.

J. H. Crook endlich liefert einen vergleichenden Bericht über die Rudelstruktur und die Ortsveränderungen des Dscheladas *(Theropithecus gelada)*, jenes Hochgebirgsaffen, der in einer Höhe von 2000 bis 5000 m über Meer Zentral- und Nord-Ethiopien bewohnt und allnächtlich Schlafplätze an unzugänglichen Felsenhängen bezieht. Während der Tagesexkursionen wagen sich die wehrhaften Männchen und Halbwüchsigen am weitesten weg von den schützenden Felsen, während die Weibchen und die Kleinen in ihrer Nähe bleiben.

Alles in allem handelt es sich auch diesmal um einen äußerst vielseitigen, anregenden Band, mit dem sich jeder Mammaloge und Verhaltensforscher vertraut machen muß.

H. Hediger, Zürich

Mohr, Erna: **Der Blaubock Hippotragus leucophaeus** (Pallas, 1766). Eine Dokumentation. Mammalia depicta, Band 2. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin 1967. 81 S., 53 Abb. 28,– DM.

Der Blaubock wurde erstmals 1719 durch Peter Kolb bekannt, 1766 von Pallas wissenschaftlich beschrieben und war schon um 1800 ausgerottet. E. Mohr hat nun mit großer Sorgfalt eine Dokumentation über diese wenig bekannte südafrikanische Antilope zusammengestellt. Es werden zuerst die alten Berichte über den Blaubock und alte bildliche Darstellungen kritisch diskutiert, sodann die heute noch vorhandenen körperlichen Reste dieser Art besprochen. Das

sind vier aufgestellte Tiere (Stockholm, Wien, Leiden, Paris), Gehörne in Upsala und London und ein vollständiger Schädel ohne Hornscheiden in Glasgow. Dieser Schädel wird im folgenden Kapitel kurz mit Schädeln von *H. niger* und *H. equinus* verglichen. Merkmale der äußeren Gestalt, Behaarung und Färbung der drei *Hippotragus*-Arten sind im vierten Abschnitt zusammengestellt. Es folgen Übersichten über fossile Hippotraginenreste und Gebisse sowie über das ehemalige Vorkommen des Blaubocks. Eine von dem vorhandenen Material ausgehende Beschreibung von *H. leucophaeus,* ein Verzeichnis der veröffentlichten Abbildungen des Blaubocks sowie das Literaturverzeichnis beschließen den Band. Die Autorin wendet sich gegen die subspezifische Zuordnung des Blaubocks zu *H. equinus* und tritt für die artliche Selbständigkeit von *H. leucophaeus* ein. Dazu schreibt sie u. a., „daß *leucophaeus* mit *equinus* gar nichts zu tun hat, dagegen der Rappenantilope, *Hippotragus niger,* recht nahe steht, jedoch nicht als mit ihr spezifisch oder subspezifisch verwandt anzusehen ist". Insgesamt ist diese vorzüglich ausgestattete und bebilderte Zusammenstellung sehr verdienstvoll und für jeden künftigen Bearbeiter der Hippotragini unentbehrlich. H. Bohlken, Kiel

Türcke, Friedrich, und Schmincke, Samuel: **Das Muffelwild.** Naturgeschichte, Hege und Jagd. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin 1965. 193 S., 137 Abb. 38,— DM.

Mit diesem Werk über das Muffelwild wird eine Lücke in der Reihe der Schalenwild-Monographien aus dem Verlag Paul Parey geschlossen, so daß diese Reihe nun alle wichtigen in Deutschland vorhandenen Großwildarten erfaßt. Die vorliegende Monographie entstand aus der Zusammenarbeit von zwei Autoren. Forstmeister Schmincke, der in den Jahren 1955 bis 1958 sämtliche Muffelwild-Reviere der Bundesrepublik bereiste, verfaßte den naturgeschichtlichen Teil; Oberforstmeister Dr. Türcke die Abschnitte Hege und Jagd sowie die Gesamtbearbeitung des Textes. Das erste Kapitel des Werkes bringt eine kurze Darstellung der Stammesgeschichte sowie der zoologisch-systematischen Stellung des Mufflons. Der zweite Abschnitt behandelt die Erscheinung und Lebensweise, wobei Wachstum und Form der Hörner besonders ausführlich besprochen werden. Für den Jäger wichtige Verhaltensbesonderheiten wie z. B. Standorttreue und Schälneigung des Mufflons finden gebührende Berücksichtigung. Der Einbürgerung auf dem europäischen Festland ist das dritte Kapitel gewidmet. Hier ist besonders die Einbürgerungsgeschichte, die Entwicklung der Bestände, jetzige Verbreitung und jetziger Bestand von allgemeinem Interesse. In der Bundesrepublik betrug der Frühjahrsbestand 1964 5766 Stück Muffelwild. Es folgen die Kapitel „Hege" (Grundlagen, natürliche Äsung, Fütterung, Jagdschutz, Krankheiten, Wildschadenverhütung) und als letztes „Die Jagd". In diesem letzten Abschnitt ist neben der Darstellung der Jagd-Methoden, der Abschußrichtlinien und der Trophäenbewertung auch eine Liste der besten Trophäen der Jagdausstellungen 1963, 1954 und 1957 zu finden. Literaturverzeichnis und Sachregister beschließen den gut ausgestatteten Band. Die Monographie wendet sich in erster Linie an den Jäger, aber auch der Zoologe wird das Werk mit Nutzen zur Hand nehmen, wenn er sich über Biologie und Ökologie des Mufflon orientieren will. H. Bohlken, Kiel

Köpp, Hans: **Zur Ökologie des Wildkaninchens mit besonderer Berücksichtigung seiner forstwirtschaftlichen Bedeutung.** Dissert. Göttingen/Hann. Münden, 1966, 198 S., 57 Abb. u. graph. Darstellungen.

Die allgemeine Gliederung ergibt die Kapitel: Herkunft und Verbreitung des *Oryctolagus cuniculus;* Körperbau und Lebensweise; spezielle Ökologie; Wildkaninchenschäden in der Land- und Forstwirtschaft; Myxomatose; Rechtliche Stellung des Wildkaninchens; Bekämpfung, Schadensabwehr und Jagd. Es ist selbstverständlich, daß mehrere Kapitel reine Literatur-Arbeiten sind; aber sie sind klar und übersichtlich und ersparen dem Interessenten viel eigenes Literatur-Suchen. Aber der Verfasser hat sich nicht nur in Niedersachsen gründlich selbst umgesehen; er hat auch bei mehreren längeren Aufenthalten in England die dortigen Verhältnisse eingehend studiert und mit seinen festländischen Erfahrungen verglichen. Es ist erfreulich, daß dem Verlauf und der unterschiedlichen Virulenz der Myxomatose und ihrer Seuchengänge in den verschiedenen Gegenden und Temperaturzonen im Ablauf mehrerer Jahre ein breiter Raum gegeben wird und so die Vielseitigkeit des ganzen Komplexes zum Ausdruck kommt. Auch wird die Einwirkung der seuchebedingten wechselnden Bestandsgröße auf die Vegetation und damit auf Land- und Forstwirtschaft durch Kaninchenverbiß bzw. nach erfolgreichem Seuchengang durch fehlenden Kaninchenschaden klar herausgearbeitet. Ein Schriftenverzeichnis von 205 Titeln beschließt diese erfreuliche und brauchbare Arbeit. Erna Mohr, Hamburg

BEKANNTMACHUNGEN

Vorläufiges Programm zur 42. Hauptversammlung vom 9. bis 13. September 1968 im Naturhistorischen Museum in Bern

Montag, den 9. September 1968: Anreisetag

Für die über Basel anreisenden Teilnehmer Führung durch den Zoologischen Garten Basel (Zeit wird noch bekanntgegeben).
Nachmittags Führung im Schloß Landshut (Schweizerisches Museum für Jagd und Wildschutz) bei Bern (Zeit wird noch bekanntgegeben, eigener Wagen erwünscht).

17.00 Uhr: Vorstandssitzung im Naturhistorischen Museum Bern
ab 20.00 Uhr: Zwangloser Begrüßungsabend im Restaurant Casino

Dienstag, den 10. September 1968:

8.30 Uhr: Eröffnung der 42. Hauptversammlung durch den 1. Vorsitzenden im Hörsaal des Naturhistorischen Museums.
Anschließend Vorträge bis 12.00 Uhr.
14.00 Uhr: Vorträge
16.00 Uhr: Mitgliederversammlung
17.30 Uhr: Empfang im Rathaus.

Mittwoch, den 11. September 1968:

8.30 Uhr: Vorträge bis 12.00 Uhr
14.00 Uhr: Vorträge
16.30 Uhr: Führung im Tierpark Dählhölzli
19.00 Uhr: Abendessen im Tierparkrestaurant (hierzu sind die Kongreßteilnehmer eingeladen).

Donnerstag, den 12. September 1968:

8.30 Uhr: Vorträge bis 13.00 Uhr
15.00 Uhr: Vorträge bis 18.00 Uhr
20.00 Uhr: Filmvorführungen.

Freitag, den 13. September 1968:

Nach Wahl: Exkursion in den Zürcher Zoo oder
Exkursion auf das Augstmatthorn (Steinwildkolonie, Gemsen).

Ein Damenprogramm wird vorbereitet. Genügende Beteiligung vorausgesetzt, wird im Anschluß an die Hauptversammlung eine geführte Tour durch den Schweizerischen Nationalpark (Kt. Graubünden) organisiert.

Es wird gebeten, Vorträge für die Tagung bis spätestens zum 15. Juli 1968 beim Schriftführer (Dr. H.-J. Kuhn, Anatomisches Institut Frankfurt/M., Ludwig-Rehn-Straße 14) anzumelden.

Das örtliche Tagungsbüro steht unter der Leitung von Prof. Dr. W. Huber, Naturhistorisches Museum, Bernastraße 15, CH 3000 Bern.

Wir bitten unsere Mitglieder, ausländische Kollegen auf die Tagung aufmerksam zu machen. Zusätzliche Einladungen werden vom Schriftführer gerne verschickt.

Wenn aus irgendwelchen Gründen eine schriftliche Sondereinladung notwendig erscheint, wird um Mitteilung an den 1. Vorsitzenden, Herrn Prof. Dr. D. Starck (Anatomisches Institut der Universität, 6 Frankfurt/M., Ludwig-Rehn-Straße 14), gebeten.

Riesen und Zwerge im Tierreich

Von Dr. EVERHARD JOHANNES SLIJPER

o. Professor der Allgemeinen Zoologie an der Universität von Amsterdam

Aus dem Niederländischen übertragen von RUTH BARTELS

1967 / 199 Seiten mit 106 Abbildungen im Text und auf 8 Tafeln und 4 Tabellen
In Ganzleinen 24,— DM

INHALTSÜBERSICHT:

„Das Buch enthält viel mehr als der Titel verspricht. Statt der unter einer solchen Überschrift sonst vielfach gebotenen ‚Rekordmeldungen aus dem Tierreich', die den Leser in Erstaunen versetzen sollen, werden hier Extremtypen unter den Tieren kritisch untersucht und miteinander verglichen. Die Grenzen der mechanischen Leistung von Tieren in Abhängigkeit von Muskelquerschnitt und Körpergewicht, Fluchtgeschwindigkeiten, Flugvermögen, Körpergröße und Wärmehaushalt, absolute und relative Gehirngröße, Lernfähigkeit und Reaktionsgeschwindigkeit, Stimmlage und Hörgrenze, die Sehschärfe in Abhängigkeit von Augen- und Körpergröße, Lebenserwartung bei großen und kleinen Tieren, Ursache der oberen und unteren Körpergrößengrenze und die Frage nach dem individuellen und intraspezifischen Vorteil geringer oder bedeutender Körpergröße sind einige der Probleme, die der Verfasser, Ordinarius der Allgemeinen Zoologie an der Universität Amsterdam, vor dem Leser entrollt. Seit Jahren gehören die Wale, die Riesen im Tierreich, zu seinen bevorzugten Forschungsobjekten, und so steht infolge der vergleichend biologischen Betrachtungsweise des Verfassers eine kleine Allgemeine Biologie der Wale zwischen den Zeilen. Der Wert dieser Arbeit liegt aber vor allem im Methodischen, in dem besonderen Ansatz der Stoffbewältigung: Von dem alltäglichen, fast trivialen Themenkreis ‚Groß-Klein' her laufen sich konsequente Bezugslinien zu so vielen Teilgebieten der Zoologie, das zentrale Thema der Oberflächen-Volumen-Relation wird hier aus derart vielen Blickrichtungen gesehen, daß man ein Modell für ein neues ‚Lehrbuch der Zoologie in exemplarischer Sicht' (im Sinne M. WAGENSCHEINS) vor sich haben könnte.
Das Buch besticht durch die Fülle des verarbeiteten Materials, die Auswahl der Beispiele und die einprägsamen, manchmal dramatischen Formulierungen. Seinen besonderen Wert erhält es durch die oft unerwarteten Perspektiven, die es eröffnet, und die Konsequenzen, die es aufzeigt. (Vgl. z. B. die Betrachtungen über die Kürze der Nahrungskette, ihre Ökonomie und den daraus resultierenden Ansatz von Großverbrauchern wie Walen möglichst am Anfang der Kette.) Man möchte ihm deshalb eine weite Verbreitung wünschen, gewissermaßen als ein kleines Lehrbuch der Allgemeinen Zoologie." *Naturwissenschaftliche Rundschau*

„Der Mensch macht sich zu Unrecht zum Maß aller Dinge. Es gibt Insekten, die das Hundertfache des Eigengewichts an Lasten ziehen können. Ist der Mensch nun so schwach oder sind die Insekten durch geheimnisvolle Kräfte besonders stark? Und was besagt ein Leistungs- und Kraftvergleich mit den großen Lebewesen? Ein Tier von mehr als 30 Tonnen kann sich schon nicht mehr auf dem Lande bewegen, noch schwerere Exemplare können oder konnten nur teilweise oder ganz untergetaucht in Sümpfen, Flüssen, Seen oder im Meer bestehen, was für die gewaltigen Dinosaurier wie für die Wale gilt. Der Verfasser dieses aufschlußreichen Buches, Professor der Allgemeinen Zoologie an der Universität von Amsterdam, zeigt, wie durch die Schwerkraft und durch das Verhältnis von Oberfläche und Inhalt u. a. die scheinbaren Disproportionen zwischen Leistung und Körpergröße entstehen." *Berichte und Informationen*

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

33. BAND · HEFT 3

Juni 1968



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN



Inhalt

Dieses Heft enthält eine Beilage des Verlages Paul Parey.

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetie[illegible] ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitt[illegible] und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gle[illegible] ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zu[illegible] fassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an einen der Herren Herausgeber [illegible] direkt an die Schriftleiter: Frau Dr. Erna Mohr, Hamburg-Langenhorn 1, Krämerstieg 8 (Tel. 59 85 86), [illegible] Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchrode, Bünteweg 17.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreib[illegible] Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe [illegible] lichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript be[illegible] Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen [illegible] fassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffent[illegible] ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der v[illegible] Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag [illegible] schließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck o[illegible] andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie u. a. Der Verlag ist berechtigt, da[illegible] fältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu [illegible] und nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverb[illegible] Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und S[illegible] [illegible] Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; [illegible] Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 82,— DM zuzügl. amtl. Postgebühr [illegible] Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte 17,10 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei je[illegible] Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

 — Printed in Germany by C. Beckers Buchdruckerei, Uel[illegible]

Z. Säugetierkunde, 33 (1968), H. 3, S. 129—192

Quantitative Untersuchungen an der Rötelmaus, *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) [1, 2]

Von Peter Löbmann

Aus dem Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institut der Universität Frankfurt am Main
Direktor: Prof. Dr. med. D. Starck

Eingang des Ms. 17. 7. 1967

Einleitung, Problemstellung

In vorausgegangenen quantitativen Untersuchungen an Säugetieren und Vögeln konnte eine Reihe Autoren (Literatur s. u. a. Rensch 1948, Frick 1957 a, Klemmt 1960, Seeliger 1960, Nord 1963) nachweisen, daß bei Individuen der gleichen Spezies die Gewichte zahlreicher Organe in einem regelhaften Verhältnis zum Gesamtkörpergewicht stehen. Somit wurde die Auffassung von Klatt (1919) von verschiedenen Seiten bestätigt, wonach das Körpergewicht und die Gewichte von Herz, Leber, Nieren und einer Reihe anderer Organe eng korreliert sind.

Der harmonische Aufbau des Organismus von Individuen der gleichen Art wird nicht nur von genetischen Faktoren bestimmt, sondern hängt in wesentlichem Maße von der jeweiligen Umwelt ab. Die Relation Organgewicht : Körpergewicht kann nach den vorliegenden Untersuchungen u. a. vom Biotop (Davis 1949), der Populationsdichte (Crowcroft u. Rowe 1961), der Jahreszeit der Geburt des Individuums (Adamczewska 1961), den Phasen des Populationszyklus (H. u. D. Chitty 1960) und der Nahrung (Zimmermann 1950) beeinflußt werden.

Ausreichende Kenntnisse über die quantitativen Organverhältnisse einer Wildform ermöglichen nicht nur Aussagen über quantitative artspezifische Eigenheiten der jeweiligen Spezies und das Ausmaß der innerartlichen Variabilität, sondern erlauben auch einen Vergleich mit Werten, die man bei in Gefangenschaft gehaltenen Tieren der gleichen Art oder bei Haustierverwandten erhalten hat. Derartige Vergleiche lassen uns den Einfluß der veränderten Umwelt erkennen, erweitern unser Wissen über die die Organgrößen bestimmenden exogenen Faktoren und geben uns Hinweise für die Beurteilung des Domestikationsvorganges.

Die Reihe quantitativer Untersuchungen des Frankfurter Arbeitskreises an kleinen Nagetieren eröffnete Klemmt (1960) mit *Apodemus sylvaticus*. Seeliger (1960) lieferte mit der Bestimmung der Organ- und Körpergewichte der Albinomaus die Kontrollwerte für die Beurteilung des Einflusses exogener Faktoren auf die Organgewichte (Class 1961, Frick 1962, Zehner 1967, Moll 1967, Schirmer 1967) und für den Vergleich mit den Organgrößen eines kommensal lebenden Verwandten der domestizierten Albinomaus, der grauen Hausmaus (Nord 1963).

Das Ziel vorliegender Arbeit besteht darin — in Ergänzung der bisherigen quantitativen Untersuchungen von Vertretern der Unterfamilie Murinae — Organ- und Körpergewichte einer Wildpopulation der Microtinae zu bestimmen und damit gleich-

[1] Thema und Leitung der Arbeit: Prof. Dr. H. Frick.

[2] Durchgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

zeitig Vergleichsdaten für eine spätere quantitative Analyse von Rötelmäusen zu schaffen, die über mehrere Generationen unter konstanten Gefangenschaftsbedingungen gehalten und somit neuen, für den Hausstand charakteristischen Einflüssen unterworfen wurden.

Material und Methode

Untersucht wurden 211 gesund erscheinende und in ihrem Verhalten unauffällige Individuen von *Clethrionomys glareolus* (120 ♂♂, 91 ♀♀). Gravide oder laktierende Weibchen sind in dem Zahlenmaterial nicht enthalten.

Die Tiere wurden in der Zeit vom Juli bis Oktober 1963 im selben Biotop, einem Mischwald nahe Friedrichsdorf/Ts., mit Lebendfallen gefangen. Nach einer überdosierten, letalen Äthernarkose wurden die Tiere gewogen und nach der von Klemmt (1960) angegebenen Methode einheitlich präpariert. Das Herz wurde an den Ein- und Austrittsöffnungen der großen Gefäße abgetrennt und nach sorgfältiger Entfernung aller Blutreste gewogen (Methode Müller 1883), die Medulla oblongata in Höhe des Foramen occipitale magnum durchtrennt und das Gehirn aus dem Schädelcavum entnommen. Um ein Austrocknen zu verhindern, wurden alle Organe unmittelbar nach der Präparation gewogen (Ablesemöglichkeit an der Waage 1 mg). Körper-, Fett- und Lebergewichte wurden auf 10 mg auf- oder abgerundet, die restlichen Organgewichte auf 5 mg genau bestimmt.

Berechnungen

Die in unserer Untersuchungsreihe gewonnenen Ergebnisse wurden nach den Methoden der Allometrierechnung ausgewertet und mittels Varianzanalyse (Kermack u. Haldane 1950, Kermack 1954, Imbrie 1956) verglichen. Zehner (1967) hat die Berechnungen ausführlich dargelegt und diskutiert. Wir beschränken uns deshalb auf die Erläuterung der benutzten Symbole und führen die wichtigsten Formeln an.

Es bedeuten:

x bzw. y	=	Körper- bzw. Organgewicht
$\bar{x}$ bzw. $\bar{y}$	=	Mittelwert der Absolutwerte
± ...	=	dreifacher Wert des mittleren Fehlers des Mittelwertes (3-σ-Regel)
n	=	Individuenzahl der Stichprobe
X bzw. Y	=	log x bzw. log y
$\bar{X}$ bzw. $\bar{Y}$	=	Mittelwert von ΣX bzw. ΣY
s_X bzw. s_Y	=	Streuung von X bzw. Y
s_X^2 bzw. s_Y^2	=	Varianz von X bzw. Y
r	=	Korrelationskoeffizient, Maß der stochastischen Abhängigkeit der beiden Variablen
a	=	Regressionskoeffizient
a	=	Allometrieexponent, Diagonalgerade organischer Korrelation (Wette 1959), reduzierte Hauptsache (Kermack und Haldane 1950, Kermack 1954), a* anderer Autoren
s_a	=	Standardabweichung von a und *a*
b bzw. *b*	=	Faktor b bzw. *b* der Allometriegleichung
B bzw. *B*	=	log b bzw. log *b*
a.	=	gemeinsamer Allometrieexponent zweier Stichproben
$s_{a.}$	=	Standardabweichung von *a.*
B.	=	mit Hilfe von *a.* errechneter log *b.* der einzelnen Stichproben

Formeln:

$$a = \frac{s_{XY}}{s_X^2} \; ; \; a = \frac{s_Y}{s_X} \; ; \; s_a = a \sqrt{\frac{1 - r^2}{n}}$$

$$r = \frac{s_{XY}}{s_X \, s_Y} \; ; \; B = \bar{Y} - a \, \bar{X} \; ; \; B = \bar{Y} - a \, \bar{X}$$

Der Prüfquotient für die Beurteilung der Anstiegsdifferenz zweier Allometriegeraden ist

$$z_{Anstieg} = \frac{a_1 - a_2}{\sqrt{s_{a_1}^2 + s_{a_2}^2}}$$

$$a. = \frac{a_1 \, s_{a_2}^2 + a_2 \, s_{a_1}^2}{s_{a_1}^2 + s_{a_2}^2} \; ; \; s_{a.} = \sqrt{\frac{s_{a_1}^2 \, s_{a_2}^2}{s_{a_1}^2 + s_{a_2}^2}}$$

$$B._1 = \bar{Y}_1 - a. \bar{X}_1 \quad ; \quad B._2 = \bar{Y}_2 - a. \bar{X}_2$$

Der Prüfquotient für die Beurteilung der Lagedifferenz der beiden gerichteten Allometriegraden ist

$$z_{Lage} = \frac{B._1 - B._2}{s_{(B._1 - B._2)}}$$

wobei sich die Streuung $s_{(B._1 - B._2)}$ errechnet aus

$$s_{(B._1 - B._2)}^2 = \frac{s_{Y_1}^2 + a.^2 \, s_{X_1}^2 - 2 \, a. \, s_{X_1} \, s_{Y_1} \, r_1}{n_1} + \frac{s_{Y_2}^2 + a.^2 \, s_{X_2}^2 - 2 \, a. \, s_{X_2} \, s_{Y_2} \, r_2}{n_2}$$

$$+ (\bar{X}_1 - \bar{X}_2)^2 \, s_{a.}^2$$

Ergebnisse

1. Körpergewichte

a. Bruttokörpergewichte

In Tabelle 1 sind die Extremwerte und die Mittelwerte des Bruttokörpergewichts der quantitativ untersuchten Rötelmäuse zusammengestellt[3]

Tabelle 1

	$x_{min} - x_{max}$	$\bar{x}$	±
♂♂	10,39 g — 29,50 g	19,36 g	0,91 g
♀♀	13,42 g — 29,64 g	19,68 g	1,12 g

[3] Die Übersicht aller an unserer Stichprobe gewonnenen Meßwerte ist aus Gründen der Platzersparnis nicht in die Veröffentlichung aufgenommen. Eine Tabelle der Körper- und Organgewichte aller untersuchten Individuen ist im Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institut Frankfurt/Main, Ludwig-Rehn-Straße 14 hinterlegt und kann von Interessenten angefordert werden.

Nach Untersuchungen von Zejda (1965) sind die in den Monaten Juli bis Oktober gefangenen Rötelmäuse in der Mehrzahl zwischen drei und sechs Monate alt. Für Tiere dieses Alters berechneten wir aus seinen Angaben als Variationsbreite:

	♂♂ (n = 507)	♀♀ (n = 459)
X_{min}	13,0 g	13,5 g
X_{max}	28,0 g	35,5 g
$\bar{x}$	19,7 g	20,1 g
±	0,36 g	0,49 g

Diese Mittelwerte unterscheiden sich nicht gesichert von den an unserem Material berechneten durchschnittlichen Bruttokörpergewichten. Wir glauben deshalb, für die Rötelmäuse unserer Stichprobe ebenfalls ein Alter zwischen drei und sechs Monaten annehmen zu dürfen.

b. Nettokörpergewichte

Für die Berechnung der Verhältnisse Organgewicht zu Körpergewicht ermittelten wir drei Bezugsgrößen:

I. Nettokörpergewicht I (Nkg I) = Bruttokörpergewicht minus Gewicht von Magen-, Darm- und Blaseninhalt

II. Nettokörpergewicht II (Nkg II) = Nkg I minus Gewicht von Haut- und Eingeweidefett (im folgenden Gesamtfett genannt)

III. Nettokörpergewicht III (Nkg III) = Gewicht des exenterierten Körpers vor Entnahme des Gehirns.

Tabelle 2 gibt die Extremwerte und die Mittelwerte der drei Körpergewichtsgrößen für unser Material an.

Tabelle 2

		x_{min} - x_{max}	$\bar{x}$	±
♂♂	Nkg I	8,45 g — 25,34 g	16,48 g	0,79 g
	Nkg II	8,04 g — 23,33 g	14,93 g	0,70 g
	Nkg III	4,66 g — 13,31 g	8,60 g	0,39 g
♀♀	Nkg I	11,64 g — 24,02 g	16,72 g	0,95 g
	Nkg II	10,85 g — 22,48 g	14,91 g	0,83 g
	Nkg III	5,95 g — 13,24 g	8,60 g	0,47 g

Trotz größerer Variationsbreite bei den Männchen und unterschiedlicher Individuenzahl in beiden Geschlechtern sind die Nkg-Mittelwerte erstaunlich ähnlich.

Die Häufigkeitsverteilung der Individuen bei Nkg I, eingeteilt in Gruppen von 1,5-g-Klassenbreite, ist aus Abbildung 1 zu ersehen.

Die den Berechnungen der Allometriekonstanten zugrunde liegenden logarithmischen Werte für die Variable Körpergewicht sind in Tabelle 3 zusammengestellt.

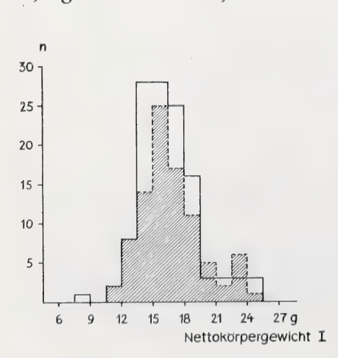


Abb. 1. Häufigkeitsverteilung der männlichen (———) und weiblichen (- - - - - - und schraffiert) Rötelmäuse für Nettokörpergewicht I

Tabelle 3

	♂♂			♀♀		
	Nkg I	Nkg II	Nkg III	Nkg I	Nkg II	Nkg III
X_{min}	0,9269	0,9053	0,6684	1,0660	1,0354	0,7745
X_{max}	1,4038	1,3679	1,1242	1,3806	1,3518	1,1219
$\bar{X}$	1,2109	1,1684	0,9291	1,2168	1,1675	0,9286
s_X	0,0722	0,0695	0,0663	0,0744	0,0719	0,0699
n	120			91		

2. Gesamtfett

Das Haut- und Eingeweidefett zeigt bei den einzelnen Individuen unserer Stichprobe beträchtliche Unterschiede. Das absolute Gewicht der Gesamtfettmenge variiert:

♂♂	♀♀
0,41 g — 3,47 g	0,60 g — 4,32 g
$\bar{y}$ = 1,55 g ± 0,16 g	$\bar{y}$ = 1,81 g ± 0,22 g

Der Unterschied der Mittelwerte war nach den in Tabelle 2 zusammengestellten Mittelwerten der Körpergewichte zu erwarten. Bei gleichem durchschnittlichen Nkg III für ♂♂ und ♀♀ sind die weiblichen Rötelmäuse fetter.

Entsprechend steigt das relative Gewicht des Gesamtfettanteils (berechnet aus Klassenmittelwerten, Klassenbreite für Nkg III 1 g) bei den männlichen Tieren von 13,0 % (Nkg III = 6,63 g) auf 18,7 % (Nkg III = 12,62 g), bei den weiblichen Tieren von 17,4 % (Nkg III = 6,72 g) auf 21,7 % (Nkg III = 11,51 g).

Die ermittelten Korrelationskoeffizienten von r = 0,593 für die Männchen und r = 0,517 für die Weibchen weisen auf eine regelhafte Beziehung zwischen Nettokörpergewicht III und Gesamtfettgewicht hin.

Die für die Beziehung Gesamtfett zu Nkg III errechneten Ergebnisse und statistischen Daten faßt Tabelle 4 zusammen.

Tabelle 4

	♂♂	♀♀		♂♂	♀♀
$\bar{Y}_{Gesamtfett}$	0,1609	0,2275	a	2,463	2,310
s_Y	0,1633	0,1616	s_a	0,1812	0,2073
r	0,593	0,517	B	$0,8722_{-3}$	$0,0820_{-2}$
a	1,460	1,194	b	0,0075	0,0121
				$z_{Anstieg} = 0,55 < 1,96\ (P_{0,05})$	

Der gefundene Prüfquotient für die Allometrieexponenten erlaubt die Berechnung eines gemeinsamen Allometrieexponenten

$$a. = 2,397\ (s_{a.} = 0,1364).$$

Die damit ermittelten Werte für den Faktor *b.* sind:

	♂♂	♀♀
B.	$0{,}9337_{-3}$	$0{,}0015_{-2}$
b.	0,0086	0,0100
	$z_{Lage} = 3{,}14 > 2{,}58$ ($P_{0,01}$)	

Da der Prüfquotient die Signifikanzschranke überschreitet, ist die Wahrscheinlichkeit kleiner als 1 %, daß der zwischen den beiden Geschlechtern beobachtete Unterschied im Gesamtfettanteil rein zufällig ist.

Die Gesamtfettmenge ist bei den weiblichen Rötelmäusen unseres Untersuchungsgutes statistisch gesichert größer als bei den männlichen Tieren. Aus diesem Grunde halten wir es für angebracht, bei der Bewertung der Organ-Körpergewichtsverhältnisse die Ergebnisse aller drei Bezugssysteme zur Beurteilung heranzuziehen.

3. Organgewichte

a. Gehirn

Als Variationsbreite des absoluten Hirngewichts fanden wir bei unserem Material für:

♂♂	♀♀
0,485 g — 0,640 g	0,490 g — 0,650 g
$\bar{y}$ = 0,579 g ± 0,009 g	$\bar{y}$ = 0,559 g ± 0,010 g

Der Mittelwert der Hirngewichte liegt bei den männlichen Tieren deutlich höher als bei den weiblichen Individuen.

Bei den relativen Hirngewichten kommt diese Differenz in den ausgewählten Gewichtsklassen eindeutig nur für Nkg III als Bezugsgröße zum Ausdruck:

	Gewichtsklasse in g	Hirngewicht in % ♂♂	Hirngewicht in % ♀♀
Nkg I	12,0—13,5	4,23	4,48
	18,0—19,5	3,11	3,02
Nkg II	10,5—12,0	4,60	4,78
	16,5—18,0	3,36	3,31
Nkg III	6,0— 7,0	8,22	7,96
	11,0—12,0	5,25	4,95

Der Vergleich der relativen Hirngewichte (bezogen auf Nkg I) mit den Werten, die die anderen Mitarbeiter unseres Arbeitskreises für die entsprechenden Gewichtsklassen mitteilen, zeigt eine erstaunliche Ähnlichkeit zwischen unserem Material und den von Klemmt untersuchten *Apodemus sylvaticus.* Dagegen liegen die relativen Hirngewichte von *Mus musculus* (Nord) und Albinomaus (Seeliger) deutlich niedriger.

Für alle drei Spezies konnten die Untersucher keinen Unterschied im Hirngewichtsanteil zwischen männlichen und weiblichen Individuen sichern.

An dieser Stelle erhebt sich nun die Frage, ob es bei unserem Material überhaupt sinnvoll ist, das sicherlich doch zu einem großen Teil altersabhängige Hirngewicht nur in seiner Relation zum Körpergewicht zu berechnen. Wie Zejda (1965) an seinem sehr umfangreichen Material von *Clethrionomys glareolus* feststellte, wird das Körpergewicht dieser Tiere weitaus mehr durch die Geschlechtsaktivität als durch das Alter bestimmt. Seine geschlechtsaktiven Individuen sind durchschnittlich um 5 g schwerer als gleichalte geschlechtsinaktive Tiere. In welchem Maße sich die einzelnen Körper-

gewichtsanteile durch den Zustand der Geschlechtsaktivität verändern, wurde nicht untersucht. In der Gruppe der 3 bis 6 Monate alten Rötelmäuse fand Zejda bei den Männchen 60 % geschlechtsinaktive Individuen, bei den Weibchen 48 %. Für geschlechtsinaktive Tiere stellte er eine Korrelation zwischen Gewicht und Alter aber nur bis zu einem Alter von vier Monaten fest. In den Fangmonaten Juli bis Oktober fand er in seinem Material einen wechselnden Prozentsatz voll geschlechtsaktiver Tiere. Bei unserer Stichprobe wurden keine diesbezüglichen Untersuchungen vorgenommen.

	Gewichtsklasse in g	Hirngewicht in % ♂♂	♀♀
Apodemus sylvaticus	12,0—13,0	4,58	4,46
	19,0—20,0	3,13	3,04
Mus musculus	12,0—13,5	3,13	3,08
	18,0—19,5	2,37	2,33
Albinomaus	12,0—13,5	3,23	3,21
	18,0—19,5	2,28	2,22

Auf Grund dieser Feststellungen überrascht es nicht, daß für das Hirngewicht die Korrelation zum Körpergewicht bei unserem Material sehr niedrig ist. Die Korrelationskoeffizienten sind bei einer Signifikanzwahrscheinlichkeit von 0,05 zwar von Null verschieden, aber mit Werten von 0,3 bis 0,4 erheblich niedriger als bei den anderen untersuchten Organen und auch wesentlich niedriger als die Werte, die andere Autoren bei Untersuchungen an Nagetieren finden. So liegen die Korrelationskoeffizienten für die weiblichen Tiere bei *Apodemus sylvaticus* (n = 98), *Mus musculus* (n = 160) und Albinomaus (n = 99) alle zwischen 0,7 und 0,8; für die männlichen Tiere dieser drei Untersuchungsreihen liegen die Korrelationskoeffizienten jeweils zwischen 0,6 und 0,7 (*Apodemus sylvaticus* n = 143, *Mus musculus* n = 138, Albinomaus n = 105).

Trotzdem berechneten wir auch hier die üblichen allometrischen und statistischen Daten, die Tabelle 5 angibt.

Tabelle 5

	♂♂			♀♀		
$\bar{Y}_{Gehirn}$	$0{,}7619_{-1}$			$0{,}7468_{-1}$		
s_Y	0,0253			0,0237		
	Nkg I	Nkg II	Nkg III	Nkg I	Nkg II	Nkg III
r	0,358	0,356	0,384	0,329	0,398	0,380
a	0,126	0,130	0,147	0,105	0,131	0,129
s_a	0,0299	0,0311	0,0322	0,0315	0,0317	0,0328
B	$0{,}6099_{-1}$	$0{,}6105_{-1}$	$0{,}6256_{-1}$	$0{,}6193_{-1}$	$0{,}5935_{-1}$	$0{,}6272_{-1}$
b	0,4073	0,4089	0,4223	0,4162	0,3922	0,4238

Für das Verhältnis Hirngewicht : Körpergewicht geben wir als Wert für den Anstieg den einfachen Regressionskoeffizienten a an. Dieser entspricht bei sehr niedrigen Werten des Allometrieexponenten dem orthogonalen Regressionskoeffizienten (Hauptachse der Toleranzellipse, s. Documenta Geigy, Wissenschaftliche Tabellen, 6. Auflage 1960, S. $170._{13}$, 19 D) besser als der Wert der Diagonalgeraden organischer Korrelation = *a*.

Die bisher in der Literatur veröffentlichten innerartlichen Hirnexponenten a (Klatt 1921, von Bertalanffy u. Pirozynski 1952, Herre 1955, Frick 1958, Röhrs 1959, Klemmt 1960, Seeliger 1960, Nord 1963, Sykora, Wildt und Hradil 1965) liegen jeweils zwischen 0,15 und 0,33.

Ein Vergleich unserer Maßzahlen sowohl untereinander als auch gegen die Werte anderer Untersuchungsreihen muß unterbleiben, da das Körpergewicht als Bezugssystem für die Beurteilung des Hirngewichtes bei *Clethrionomys glareolus* aus den oben angeführten Gründen nicht geeignet ist.

b. Herz

Das absolute Gewicht des Herzens variiert in unserem Material:

♂♂	♀♀
0,050 g — 0,185 g	0,085 g — 0,175 g
$\bar{y}$ = 0,112 g ± 0,006 g	$\bar{y}$ = 0,115 g ± 0,006 g

Bei allen drei Bezugssystemen (Nkg I, II, III) ändert sich das relative Herzgewicht mit zunehmendem Körpergewicht nur wenig, und die Unterschiede zwischen den männlichen und weiblichen Rötelmäusen sind gering.

Ähnlich sind die Beobachtungen, die Nord in den entsprechenden Gewichtsklassen für das relative Herzgewicht bei *Mus musculus* macht. Dagegen nimmt in den Vergleichsklassen bei *Apodemus sylvaticus* (Klemmt) das relative Herzgewicht mit steigendem Körpergewicht deutlich ab. Die von Seeliger für die Albinomaus errechneten relativen Herzgewichte folgen in dem ausgewählten Gewichtsbereich auch der Reihenregel, die Abnahme des relativen Herzgewichtes mit steigendem Nkg I ist aber nicht so groß wie bei *Apodemus sylvaticus*. Geschlechtsunterschiede im Herzverhältnis werden von keinem der drei Untersucher angegeben. Bei *Mus musculus* liegen die relativen Herzgewichte in der gleichen Größenordnung wie bei der Rötelmaus; bei *A. sylvaticus* liegen sie um etwa 2 ‰ höher, bei Albinomaus etwa um 1 ‰ niedriger.

	Gewichtsklasse in g	Herzgewicht in ‰ ♂♂	Herzgewicht in ‰ ♀♀
Nkg I	12,0—13,5	6,92	7,19
	18,0—19,5	6,71	6,89
Nkg II	10,5—12,0	7,73	8,04
	16,5—18,0	7,60	7,77
Nkg III	6,0— 7,0	12,82	13,39
	11,0—12,0	12,48	13,03

Andere für verschiedene Säuger- und Vogelarten und den Menschen vorliegende Beobachtungen zeigen für männliche Individuen das höhere Herzverhältnis (Rothe 1934, Kopeć 1939, Frick 1957, Klatt 1919, Robinson 1748, Hesse 1921, Reid 1843, Müller 1883); dagegen findet Hesse (1921) bei *Falco peregrinus, Cypselus apus* und *Crocidura russula* bei den weiblichen Tieren das relativ schwerere Herz.

Die Korrelationskoeffizienten bestätigen für alle drei Bezugssysteme eine enge Bindung des Organgewichtes an das Körpergewicht. Die Ergebnisse der allometrischen Berechnungen und die statistischen Maßzahlen sind in Tab. 6 zusammengestellt.

	Gewichtsklasse in g	Herzgewicht in ‰ ♂♂	Herzgewicht in ‰ ♀♀
Apodemus sylvaticus	12,0—13,0	8,84	8,75
	19,0—20,0	7,69	7,22
Mus musculus	12,0—13,5	6,95	7,01
	18,0—19,5	6,94	6,69
Albinomaus	12,0—13,5	5,91	5,95
	18,0—19,5	5,37	5,34

Tabelle 6

	♂♂			♀♀		
$\overline{Y}_{Herz}$	$0{,}0416_{-1}$			$0{,}0524_{-1}$		
s_Y	0,0769			0,0739		
	Nkg I	Nkg II	Nkg III	Nkg I	Nkg II	Nkg III
r	0,877	0,878	0,881	0,900	0,902	0,898
a	0,934	0,972	1,022	0,895	0,927	0,949
a	1,065	1,107	1,160	0,994	1,028	1,057
s_a	0,0466	0,0483	0,0501	0,0454	0,0465	0,0488
B	$0{,}7523_{-3}$	$0{,}7481_{-3}$	$0{,}9637_{-3}$	$0{,}8430_{-3}$	$0{,}8523_{-3}$	$0{,}0710_{-2}$
b	0,0057	0,0056	0,0092	0,0070	0,0071	0,0118

Die Prüfung auf Unterschied der jeweiligen Allometrieexponenten für männliche und weibliche Tiere ergab keine Anstiegsdifferenzen.

$$\left.\begin{array}{l}\text{Nkg I } z_{Anstieg} = 1{,}09 \\ \text{Nkg II } z_{Anstieg} = 1{,}18 \\ \text{Nkg III } z_{Anstieg} = 1{,}48\end{array}\right\} < 1{,}96 \ (P_{0,05})$$

Die daraufhin errechneten gemeinsamen Organexponenten sind für

$$\begin{array}{ll}\text{Nkg I } a. = 1{,}028 & s_{a.} = 0{,}0325 \\ \text{Nkg II } a. = 1{,}066 & s_{a.} = 0{,}0335 \\ \text{Nkg III } a. = 1{,}107 & s_{a.} = 0{,}0350\end{array}$$

Die zugehörigen Werte für den Faktor *b.* betragen:

	♂♂		♀♀	
	B.	*b.*	*B.*	*b.*
Nkg I	$0{,}7964_{-3}$	0,0063	$0{,}8011_{-3}$	0,0063
Nkg II	$0{,}7961_{-3}$	0,0063	$0{,}8079_{-3}$	0,0064
Nkg III	$0{,}0129_{-2}$	0,0103	$0{,}0243_{-2}$	0,0106

Alle drei Prüfquotierungen für den Unterschied der Lage bleiben unter dem Wert der Signifikanzschranke:

$$\left.\begin{array}{l}\text{Nkg I } z_{Lage} = 0{,}96 \\ \text{Nkg II } z_{Lage} = 2{,}41 \\ \text{Nkg III } z_{Lage} = 2{,}33\end{array}\right\} < 2{,}58 \ (P_{0,01})$$

Wie KLEMMT, SEELIGER und NORD finden auch wir in unserem Material keinen eindeutigen Geschlechtsunterschied für das Herzgewicht, allerdings bezogen sich die angeführten Analysen jeweils nur auf den einfachen Regressionskoeffizienten a und auf die Beziehungen Herzgewicht zu Nkg I. Die Werte für Nkg II und Nkg III unseres Materials scheinen in Richtung auf ein höheres Herzgewicht der weiblichen Rötelmäuse zu weisen, die Bezugsgröße Nkg I, welche den Fettanteil noch beinhaltet, dürfte jedoch den physiologischen Gegebenheiten am besten Rechnung tragen.

Die bisher in der Literatur veröffentlichten Werte für den Regressionskoeffizienten a des Herzens liegen in der Mehrzahl zwischen 0,64 und 0,84. So findet HESSE (1921) für

die Waldmaus Herzexponenten von a = 0,72 für ♂♂, a = 0,64 für ♀♀; für Albinoratten liegen die von Frick (1958, nach Gewichtsangaben von Jackson), v. Bertalanffy und Pirozynski (1952), Brody (1954), Frick (1958, nach Daten von Hatai), Hradil, Wildt und Sýkora (1966) angegebenen Werte zwischen 0,75 und 0,83; Klatt (1919, nach Angaben von Hesse) errechnete für Maus und Ratte und für den Haushund Herzexponenten von a = 0,82 und a = 0,84. Klemmt gibt für *Apodemus sylvaticus* als Anstiegswerte für die Regressionsgeraden a = 0,65 für ♂♂, a = 0,64 für ♀♀ an. Für die von Nord untersuchte Hausmausstichprobe liegen die entsprechenden Werte bei 0,83 und 0,75. Seeliger gibt für die Albinomaus Herzexponenten von a = 0,76 für ♂♂, a = 0,74 für ♀♀ an. Lediglich der von Frick (1957) nach Daten von Hesse für *Rattus norvegicus* berechnete Regressionskoeffizient liegt mit a = 0,93 höher.

Für *Clethrionomys glareolus* finden wir als Wert für den einfachen Allometrieexponenten des Herzens a = 0,93 für die männlichen Tiere, a = 0,89 für die weiblichen.

Ein Vergleich des von uns bevorzugten Herzexponenten *a* = Diagonalgerade organischer Korrelation unserer Rötelmaus-Stichprobe ist vorerst nur mit dem Material der anderen Mitarbeiter unseres Frankfurter Arbeitskreises möglich, da für die von Klemmt, Nord, Seeliger, Class, Frick, Zehner, Moll und Schirmer untersuchten Nager auch die Werte für den Allometrieexponenten *a* vorliegen (Abbildung 2).

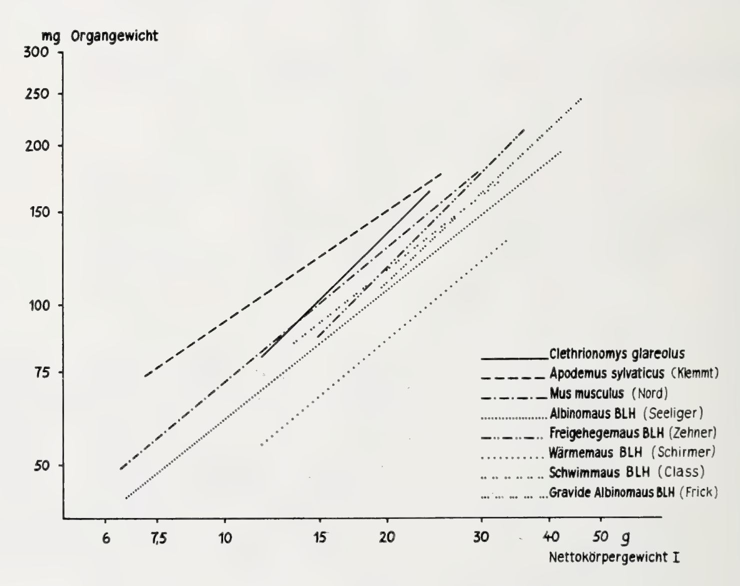


Abb. 2. Vergleich der Allometriegeraden *a* für das Herzgewicht weiblicher Tiere bei Nettokörpergewicht I

Die Werte der Herzexponenten *a* liegen — von den graviden und den im Freigehege gehaltenen Albinomäusen abgesehen — bei den untersuchten Stichproben mehr oder minder deutlich unter den für die von uns untersuchten Rötelmäusen berechneten *a*-Werten (♂♂ = 1,06; ♀♀ = 0,99). In den meisten Fällen läßt sich sogar mit Hilfe der Varianzanalyse ein unterschiedlicher Anstieg der Allometriegeraden statistisch sichern. Es fragt sich allerdings, ob der abweichende Herzexponent der Rötelmäuse sich nicht aus der Auswahl unserer Stichprobe ergibt, die ja nur einen kleinen Altersbereich und eine begrenzte Ausdehnung des Körpergewichtes umfaßt. Solange nicht geprüft ist, ob bei einer repräsentativen Stichprobe adulter Rötelmäuse, deren Körpergewicht stärker

	♂♂		♀♀	
Apodemus sylvaticus	*a* = 0,71	r = 0,915	*a* = 0,69	r = 0,913
Mus musculus	0,95	0,876	0,84	0,893
Albinomaus BLH	0,86	0,878	0,80	0,927
Schwimmaus BLH	—	—	0,80	0,902
Gravide BLH	—	—	0,96	0,761
Freigehegemaus BLH	0,98	0,845	1,02	0,854
Fleischfresser BLH	—	—	0,74	0,873
Wärmemaus BLH	—	—	0,84	0,829
Clethrionomys glareolus	1,06	0,877	0,99	0,900

variiert, ähnlich hohe Herzexponenten vorliegen, läßt sich der Unterschied zu den bisher untersuchten Murinae nicht sicher werten.

c. *Lunge*

Die absoluten Lungengewichte variieren:

♂♂	♀♀
0,070 g — 0,285 g	0,090 g — 0,220 g
$\bar{y}$ = 0,135 g ± 0,008 g	$\bar{y}$ = 0,140 g ± 0,009 g

Das relative Lungengewicht zeigt ein uneinheitliches Bild. Der Vergleich der relativen Werte ausgewählter Gewichtsklassen zeigt für die drei Bezugssysteme unterschiedliche Schwankungen zwischen den einzelnen Gewichtsklassen und bei Nkg II und III Differenzen zwischen den Geschlechtern.

Die relativen Lungengewichte, die Klemmt für *Apodemus sylvaticus* angibt, eignen sich nicht zum Vergleich, da die Tiere in Schlagfallen gefangen wurden und erst mehrere Stunden nach Eintritt des Todes präpariert und gewogen wurden. Die relativen Lungengewichte bei *Mus musculus* (Nord) und Albinomaus (Seeliger), alle bezogen auf Nkg I, liegen in der gleichen Größenordnung wie bei *Clethrionomys glareolus*. Auch hier finden wir erhebliche Schwankungen zwischen den Werten benachbarter Gewichtsklassen, die wahrscheinlich auf dem unterschiedlichen Blutgehalt des Organs beruhen.

	Gewichtsklasse in g	Lungengewicht in ‰ ♂♂	♀♀
Nkg I	12,0—13,5	8,46	8,79
	18,0—19,5	7,78	8,21
Nkg II	10,5—12,0	9,88	9,38
	16,5—18,0	7,89	9,79
Nkg III	6,0— 7,0	15,84	15,63
	11,0—12,0	15,49	16,94

	Gewichtsklasse in g	Lungengewicht in ‰ ♂♂	♀♀
Apodemus sylvaticus	12,0—13,0	12,85	13,52
	19,0—20,0	10,26	21,66
Mus musculus	12,0—13,5	8,49	8,96
	18,0—19,5	7,47	9,10
Albinomaus	12,0—13,5	8,66	8,63
	18,0—19,5	7,78	10,95

Seeliger findet für die Albinomaus keine Geschlechtsdifferenz der Lungenge-

wichte, Kopeć (1939) beobachtete bei männlichen Tieren höhere Relativwerte der Lunge, während Nord für *Mus musculus* bei den Weibchen höhere Absolut- und Relativwerte angibt.

Die Korrelationskoeffizienten zeigen an unserem Material eine enge Bindung zwischen Lungen- und Körpergewicht, jedoch sind sie für die Männchen trotz größerer Individuenzahl niedriger als für die Weibchen.

In Tabelle 7 sind die Ergebnisse und Maßzahlen der allometrischen Berechnungen für die Beziehung Lungengewicht zu Körpergewicht zusammengestellt.

Tabelle 7

	♂♂			♀♀		
$\bar{Y}_{Lunge}$		$0{,}1235_{-1}$			$0{,}1366_{-1}$	
s_Y		0,0820			0,0871	
	Nkg I	Nkg II	Nkg III	Nkg I	Nkg II	Nkg III
r	0,724	0,734	0,738	0,813	0,846	0,888
a	0,821	0,866	0,912	0,953	1,025	1,106
α	1,135	1,180	1,237	1,172	1,212	1,246
s_α	0,0715	0,0732	0,0762	0,0715	0,0677	0,0600
B	$0{,}7493_{-3}$	$0{,}7448_{-3}$	$0{,}9746_{-3}$	$0{,}7110_{-3}$	$0{,}7220_{-3}$	$0{,}9797_{-3}$
b	0,0056	0,0056	0,0094	0,0051	0,0053	0,0095

Die Allometrieexponenten für die Lunge der männlichen und weiblichen Rötelmäuse zeigen bei Prüfung auf Unterschiede im Anstieg keine zu sichernden Differenzen:

$$\begin{array}{ll} \text{Nkg I} & z_{Anstieg} = 0{,}36 \\ \text{Nkg II} & z_{Anstieg} = 0{,}32 \\ \text{Nkg III} & z_{Anstieg} = 0{,}10 \end{array} \quad < 196 \; (P_{0,05})$$

Für männliche und weibliche Tiere errechneten wir die gemeinsamen Organexponenten

$$\begin{array}{lll} \text{Nkg I} & \alpha. = 1{,}153 & s_{\alpha.} = 0{,}0506 \\ \text{Nkg II} & \alpha. = 1{,}197 & s_{\alpha.} = 0{,}0497 \\ \text{Nkg III} & \alpha. = 1{,}242 & s_{\alpha.} = 0{,}0472 \end{array}$$

Die daraus resultierenden Werte für Faktor *b.* sind:

	♂♂		♀♀	
	B.	*b.*	*B.*	*b.*
Nkg I	$0{,}7271_{-3}$	0,0053	$0{,}7334_{-3}$	0,0054
Nkg II	$0{,}7249_{-3}$	0,0053	$0{,}7390_{-3}$	0,0055
Nkg III	$0{,}9693_{-3}$	0,0093	$0{,}9830_{-3}$	0,0096

Die zugehörigen Prüfquotienten für die Lage überschreiten nicht den Wert der Signifikanzschranke:

$$\begin{array}{ll} \text{Nkg I} & z_{Lage} = 0{,}80 \\ \text{Nkg II} & z_{Lage} = 1{,}80 \\ \text{Nkg III} & z_{Lage} = 1{,}99 \end{array} \quad < 2{,}58 \; (P_{0,01})$$

Wir finden somit keinen Anhalt für eine Sexualdifferenz im Organ-Körpergewichtsverhältnis für die Lunge.

Aus den Untersuchungen der Mitarbeiter unseres Arbeitskreises liegen jetzt für die Beziehung Lungengewicht : Nettokörpergewicht I folgende Werte für den Allometrieexponenten vor:

	♂♂		♀♀	
Mus musculus	*a* = 0,89	r = 0,825	*a* = 0,91	r = 0,850
Albinomaus BLH	0,89	0,775	0,84	0,860
Freigehegemaus BLH	0,76	0,809	0,91	0,774
Fleischfresser BLH	—	—	0,75	0,789
Wärmemaus BLH	—	—	0,87	0,689
Clethrionomys glareolus	1,13	0,724	1,17	0,813

Die Übersicht zeigt, daß bei der Mehrzahl der Untersuchungen der Wert für den Allometrieexponenten bei 0,9 liegt (Abbildung 3). Bei unserer Stichprobe von *Clethrionomys glareolus* finden wir mit *a* = 1,13 für ♂♂ und *a* = 1,17 für ♀♀ erheblich höhere Organexponenten. Allerdings kann auch hier wieder nicht ausgeschlossen werden, daß diese höheren Werte sich durch die Stichprobenauswahl unseres Materials ergeben, das nicht unbedingt die Grundgesamtheit adulter Rötelmäuse repräsentiert.

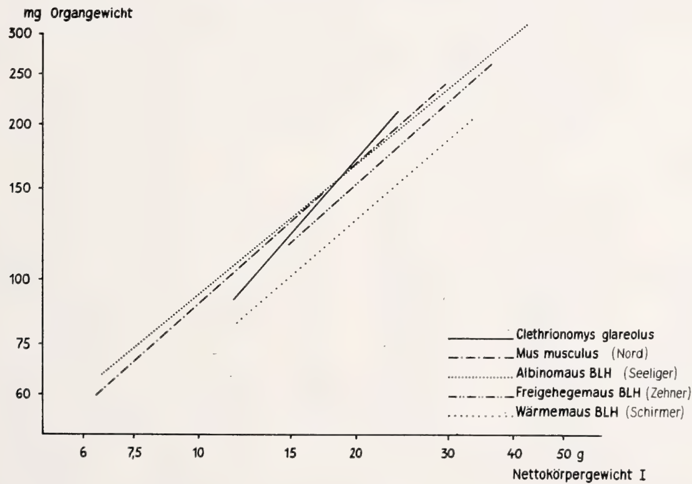


Abb. 3. Vergleich der Allometriegeraden *a* für das Lungengewicht weiblicher Tiere bei Nettokörpergewicht I

d. Leber

Die bei unserem Material gefundenen absoluten Lebergewichte variieren:

♂♂	♀♀
0,61 g — 2,27 g	0,70 g — 2,89 g
ȳ = 1,40 g ± 0,09 g	ȳ = 1,49 g ± 0,15 g

Auffallend ist hier das erheblich höhere maximale Lebergewicht bei den Weibchen, obwohl das höchste Körpergewicht in unserer Stichprobe von den Männchen erreicht wird.

Geschlechtsunterschiede zugunsten der weiblichen Tiere für das Verhältnis Lebergewicht zu Körpergewicht finden auch Klemmt bei *Apodemus sylvaticus,* Nord bei *Mus musculus,* Rothe (1934) für die graue und die weiße Hausmaus, Rensch (1948) für verschiedene Kleinsäuger, Kopeć (1939) für gescheckte Mäuse und Harde (1954/55) für Albinomäuse zweier verschieden großer Rassen. Dagegen gibt Seeliger für die Männchen der Albinomaus das etwas höhere Leberverhältnis an, wie es auch Jackson (1913/14) bei der Albinoratte findet.

Bei unserem Material sind in der niedrigsten von beiden Geschlechtern besetzten Gewichtsklasse von 10,5 bis 12,0 g Nkg I die Mittelwerte mit 0,83 g (= 7,0 %) für die Leber der männlichen Tiere und mit 0,81 g (= 6,9 %) für die der Weibchen fast gleich. In den beiden folgenden Gewichtsklassen haben die Männchen noch das höhere relative Lebergewicht, ab 15 g Nkg I steigen die Werte für die Leber der Weibchen dann aber deutlich schneller an. In der höchsten gemeinsam besetzten Gewichtsklasse 22,5 bis 24,0 g Nkg I erreichen die Werte für die Leber der Männchen 2,08 g (= 8,8 %) und für die der Weibchen 2,32 g (= 10,1 %).

Auch bei der Waldmaus (Klemmt), der grauen Hausmaus (Nord) und der Albinomaus (Seeliger) sind in den unteren Körpergewichtsklassen die Lebergewichte für männliche und weibliche Tiere nicht unterschiedlich. Bei schweren Individuen haben dann aber, entsprechend der Differenz der Leberexponenten, die weiblichen Tiere der Waldmaus und der grauen Hausmaus deutlich höhere absolute und relative Lebergewichte, während bei der Albinomaus die Männchen das etwas höhere Absolut- und Relativgewicht für die Leber aufweisen.

	Gewichtsklasse in g		Lebergewicht in g	%
Apodemus sylvaticus	11,0—12,0	♂	0,87	7,6
		♀	0,91	7,8
	22,0—23,0	♂	1,36	6,1
		♀	1,80	8,1
Mus musculus	6,0— 7,5	♂	0,38	5,3
		♀	0,36	5,2
	21,0—22,5	♂	1,32	6,1
		♀	1,63	7,5
Albinomaus	9,0—10,5	♂	0,60	6,1
		♀	0,58	6,0
	24,0—25,5	♂	1,59	6,4
		♀	1,43	5,8

Für Nkg II unseres Materials zeigt sich das gleiche Leberverhalten wie für Nkg I. In den Gewichtsklassen 10,5 bis 12,0 g und 12,0 bis 13,5 g liegen die höheren Werte mit 1,03 g (= 8,8 %) und 1,20 g (= 9,3 %) bei den Männchen (für weibliche Tiere 0,95 g = 8,5 % und 1,18 g = 9,1 %). In der höchsten gemeinsam besetzten Klasse 19,5 bis 21,0 g Nkg II ist das durchschnittliche Lebergewicht für die männlichen Rötelmäuse 1,74 g (= 8,7 %) gegenüber 2,31 g (= 11,5 %) für die weiblichen Tiere.

Berechnet man das relative Organgewicht für Nkg III, so findet man bei den Männchen ein Absinken des relativen Lebergewichtes von 17,3 % in Gewichtsklasse 6 bis 7 g Nkg III auf 15,0 % in Gewichtsklasse 11 bis 12 g Nkg III, bei den Weibchen dagegen steigen die entsprechenden Werte von 14,9 % auf 18,2 % an.

Besser als durch solche Mittelwerte werden die bei Veränderung des Körpergewichtes auftretenden Proportionsverschiebungen des Organs durch die Ergebnisse der allometrischen Auswertung ausgedrückt (Tabelle 8).

Für alle drei Bezugssysteme zeigen die Korrelationskoeffizienten eine enge Abhängigkeit des Organgewichts vom Körpergewicht. Die Organexponenten für die weib-

Tabelle 8

	♂♂			♀♀		
$\bar{Y}_{Leber}$	0,1350			0,1534		
s_Y	0,0998			0,1316		
	Nkg I	Nkg II	Nkg III	Nkg I	Nkg II	Nkg III
r	0,719	0,738	0,636	0,760	0,780	0,637
a	0,994	1,060	0,958	1,345	1,428	1,200
a	1,382	1,437	1,506	1,770	1,830	1,882
s_a	0,1080	0,0886	0,1061	0,1205	0,1200	0,1520
B	$0{,}4612_{-2}$	$0{,}4556_{-2}$	$0{,}7356_{-2}$	$0{,}0001_{-2}$	$0{,}0167_{-2}$	$0{,}4059_{-2}$
b	0,0289	0,0286	0,0544	0,0100	0,0104	0,0255

lichen Tiere liegen deutlich höher als die für die männlichen Tiere. Die Anstiegsunterschiede werden durch die Prüfquotienten der Varianzanalyse bestätigt.

$$\begin{aligned} &\text{Nkg I} \; z_{Anstieg} = 2{,}70 \\ &\text{Nkg II} \; z_{Anstieg} = 2{,}63 \qquad > 1{,}96 \; (P_{0{,}05}) \\ &\text{Nkg III} \; z_{Anstieg} = 2{,}03 \end{aligned}$$

Eine Differenz der Leberexponenten zugunsten der weiblichen Tiere ist somit höchstwahrscheinlich. Zumindest in den höheren Gewichtsklassen haben weibliche Tiere eine schwerere Leber als männliche Rötelmäuse gleichen Körpergewichtes.

Solche Differenzen zwischen den Werten des Leberexponenten für männliche und weibliche Tiere finden aus unserem Arbeitskreis auch Klemmt, Nord und Zehner.

	♂♂		♀♀	
Apodemus sylvaticus	*a* = 0,93	r = 0,832	*a* = 1,04	r = 0,913
Mus musculus	1,30[1]	0,871[1]	1,48	0,862
Albinomaus BLH	1,17	0,942	1,05	0,946
Schwimmaus BLH	—	—	1,21	0,765
Gravide BLH	—	—	1,28	0,687
Freigehegemaus BLH	0,98	0,894	1,30	0,778
Fleischfresser BLH (150—180 Tage alt)	—	—	1,21	0,567
Fleischfresser BLH (über 400 Tage alt)	—	—	1,46	0,432
Wärmemaus BLH	—	—	1,24	0,805
Clethrionomys glareolus	1,38	0,719	1,77	0,760

[1] Bei den von Nord veröffentlichten Werten liegt für *a* und r ein Rechenfehler vor, der hier berichtigt wurde.

Auch für die Leber der untersuchten Rötelmausstichprobe liegen die Allometrieexponenten höher als die bisher für Nager bekannten Werte (Abbildung 4). Von den für *Mus musculus* errechneten Werten unterscheiden sie sich nur zufällig. Die Prüfung der Organkoeffizienten ergibt, daß sowohl bei den Männchen als auch bei den Weibchen die Lebergewichte der Rötelmäuse gesichert größer sind als die gleichschwerer grauer Hausmäuse.

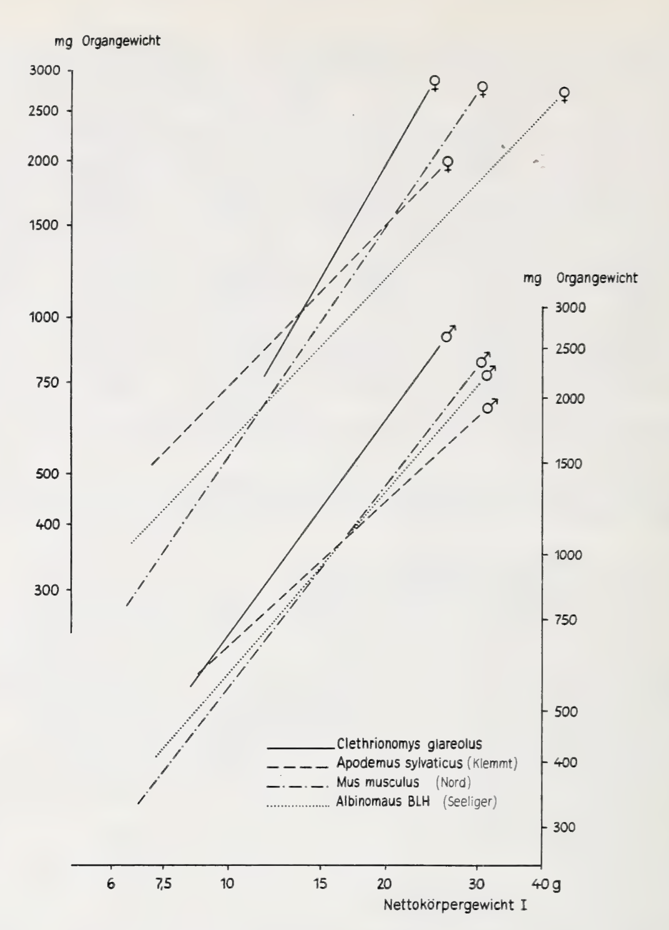


Abb. 4. Vergleich der Allometriegeraden a für das Lebergewicht männlicher (rechte Ordinate) und weiblicher Tiere (linke Ordinate) bei Nettokörpergewicht I

e. Nieren

Die Variationsbreite des Nierengewichtes beträgt bei unserem Material für

♂♂	♀♀
0,130 g — 0,315 g $\bar{y}$ = 0,198 g ± 0,009 g	0,140 g — 0,290 g $\bar{y}$ = 0,205 g ± 0,011 g

Das relative Nierengewicht liegt bei den weiblichen Rötelmäusen in den Vergleichsklassen für Nkg I und Nkg II etwas höher als bei den Männchen; für Nkg III ergibt sich mit zunehmendem Körpergewicht bei den weiblichen Tieren eine stärkere Abnahme des relativen Nierengewichts als bei den männlichen Tieren.

Bei *Apodemus sylvaticus* (Klemmt) folgen die Relativgewichte der Nieren der Reihenregel (Hesse 1921), zeigen aber erhebliche Schwankungen der Werte in benachbarten Gewichtsklassen. Die Weibchen haben ein etwas höheres Nierenverhältnis. Bei

	Gewichtsklasse in g	Nierengewicht in ‰ ♂♂	♀♀
Nkg I	12,0—13,5	12,30	13,99
	18,0—19,5	11,27	12,19
Nkg II	10,5—12,0	13,75	14,75
	16,5—18,0	12,57	13,82
Nkg III	6,0— 7,0	24,13	24,55
	11,0—12,0	23,24	21,29

Mus musculus (NORD) sind die Relativgewichte für die männlichen Individuen mit Schwankungen ansteigend, bei den Weibchen dagegen eher gleichbleibend. Bei schweren Tieren haben die Männchen deshalb das höhere Nierenverhältnis. Für die Albinomaus gibt SEELIGER bei männlichen Individuen ansteigende, bei weiblichen abfallende Relativwerte an. Dadurch liegen auch hier die Nierengewichte schwerer Tiere bei den Männchen höher.

Bei hohem Körpergewicht finden schwerere Nieren bei den männlichen Individuen auch KLATT und VORSTEHER (1923) für Hunde, MACKAY und MACKAY (1927/28) für Albinoratte, ROTHE (1934), WARREN (1940), KOPEĆ (1939), RENSCH (1948) und HARDE (1954/55) für weiße, graue und gescheckte Mäuse. Das höhere Nierenverhältnis für weibliche Individuen gibt FRICK (1957 b) für einige äthiopische Säuger an.

Keine Unterschiede im Wachstum der Nieren zwischen beiden Geschlechtern beobachteten WILDT, SÝKORA und HRADIL bei der Wistarratte.

Das Nierengewicht ist in unserem Material bei beiden Geschlechtern körpergewichtsabhängig, wie dies die guten Korrelationskoeffizienten ausdrücken.

In Tabelle 9 sind die Werte der Allometrierechnung und die statistischen Maßzahlen für die Nieren zusammengestellt.

Tabelle 9

	♂♂			♀♀		
$\bar{Y}_{Nieren}$	$0{,}2899_{-1}$			$0{,}3065_{-1}$		
s_Y	0,0696			0,0714		
	Nkg I	Nkg II	Nkg III	Nkg I	Nkg II	Nkg III
r	0,759	0,798	0,760	0,758	0,773	0,739
a	0,732	0,800	0,798	0,728	0,767	0,754
α	0,964	1,003	1,051	0,960	0,993	1,021
s_α	0,0573	0,0551	0,0624	0,0657	0,0661	0,0721
B	$0{,}1223_{-2}$	$0{,}1185_{-2}$	$0{,}3138_{-2}$	$0{,}1382_{-2}$	$0{,}1470_{-2}$	$0{,}3583_{-2}$
b	0,0133	0,0131	0,0206	0,0138	0,0140	0,0228

Alle Prüfquotienten für die Nierenexponenten der männlichen und weiblichen Individuen bleiben weit unter dem Wert der Signifikanzschranke:

$$\left.\begin{array}{ll}\text{Nkg I} & z_{Anstieg} = 0{,}05\\ \text{Nkg II} & z_{Anstieg} = 0{,}11\\ \text{Nkg III} & z_{Anstieg} = 0{,}31\end{array}\right\} < 1{,}96\ (P_{0,05})$$

Deshalb ist die Bildung eines gemeinsamen Nierenexponenten erlaubt.

$$\begin{array}{lll}\text{Nkg I} & \alpha. = 0{,}962 & s_{\alpha.} = 0{,}0432\\ \text{Nkg II} & \alpha. = 0{,}999 & s_{\alpha.} = 0{,}0423\\ \text{Nkg III} & \alpha. = 1{,}038 & s_{\alpha.} = 0{,}0472\end{array}$$

Die damit ermittelten Nierenkoeffizienten sind für

	♀♀ B.	♀♀ b.	♂♂ B.	♂♂ b.
Nkg I	$0{,}1244_{-2}$	0,0133	$0{,}1354_{-2}$	0,0137
Nkg II	$0{,}1231_{-2}$	0,0133	$0{,}1406_{-2}$	0,0138
Nkg III	$0{,}3255_{-2}$	0,0212	$0{,}3426_{-2}$	0,0220

Bei Prüfung auf Lageunterschied der Allometriegeraden übersteigt nur der Prüfquotient für Nkg II den Wert der Signifikanzschranke:

Nkg I $z_{Lage} = 1{,}62$
Nkg II $z_{Lage} = 2{,}69$ 2,58 ($P_{0,01}$)
Nkg III $z_{Lage} = 2{,}44$

Einen signifikant höheren Allometrieexponenten für die männlichen Tiere, wie ihn SEELIGER für die Albinomaus und NORD für *Mus musculus* angeben, finden wir in unserem Material somit nicht. Ein Unterschied im Faktor *b* zugunsten der weiblichen Tiere, wie KLEMMT ihn für *Apodemus sylvaticus* bei nicht unterschiedlichem Nierenexponenten findet, drückt sich bei unserer Stichprobe ebenfalls nicht deutlich aus. Lediglich für die Beziehung Nierengewicht zu Nkg II liegt der Prüfquotient für die Lage der gerichteten Allometriegeraden über dem Wert der Signifikanzschranke.

	♂♂		♀♀	
Apodemus sylvaticus	*a* = 0,94[1]	r = 0,910[1]	*a* = 1,02	r = 0,895
Mus musculus	1,38	0,892	1,14	0,904
Albinomaus BLH	1,33	0,935	0,97	0,935
Schwimmaus BLH	—	—	1,06	0,847
Gravide BLH	—	—	1,08	0,759
Freigehegemaus BLH	1,19	0,917	1,14	0,828
Fleischfresser BLH	—	—	0,97	0,793
Wärmemaus BLH	—	—	1,12	0,739
Clethrionomys glareolus	0,96	0,759	0,96	0,758

[1] Bei den von KLEMMT veröffentlichten Werten liegt für *a* und r ein Rechenfehler vor, der hier berichtigt wurde.

Die für die Rötelmaus gefundenen Werte des Allometrieexponenten lassen einen Vergleich unserer Männchen mit den Männchen von *Apodemus sylvaticus* (KLEMMT) zu (Prüfquotient für den Anstieg = 0,30), allerdings haben die Männchen von *Clethrionomys glareolus* gesichert niedrigere Nierengewichte als die der Waldmaus (Prüfquotient für die Lage = 21,98, *b.* = 0,0138 bzw. *b.* = 0,0186). Bei den weiblichen Individuen ist ein Vergleich mit Waldmaus ($z_{Anstieg} = 0{,}74$, $z_{Lage} = 19{,}12$, *b.* = 0,0123 bzw. *b.* = 0,0180) und mit Albinomaus (SEELIGER) erlaubt ($z_{Anstieg} = 0{,}21$, $z_{Lage} = 2{,}39$). Auch Weibchen von *Apodemus sylvaticus* haben erheblich schwerere Nieren als gleichschwere weibliche Rötelmäuse, deren Nierengewicht sich wiederum von dem gleichschwerer Albinomäuse nur zufällig unterscheidet (Abbildung 5).

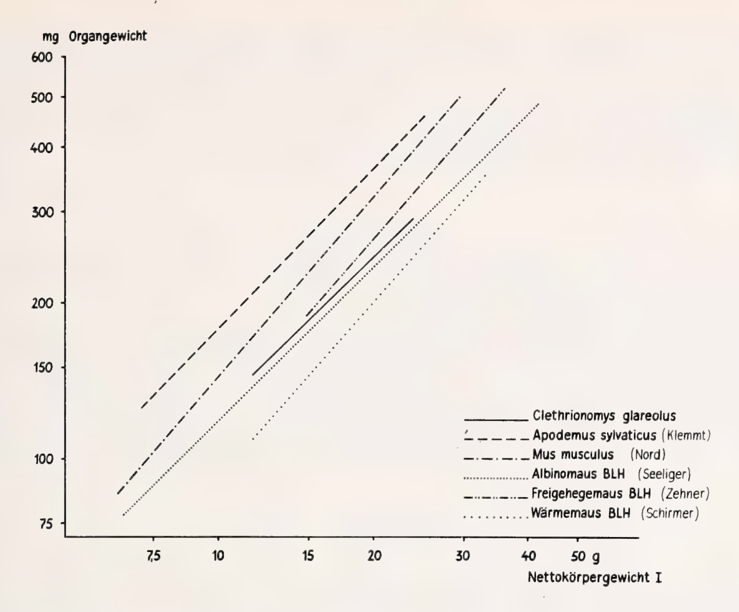


Abb. 5. Vergleich der Allometriegeraden *a* für das Nierengewicht weiblicher Tiere bei Nettokörpergewicht I

Zusammenfassung

Von 211 Rötelmäusen (120 ♂♂, 91 ♀♀), die wir von Juli bis Oktober 1963 in einem Mischwald im Taunus mit Lebendfallen fingen, wurden Körper- und Organgewichte bestimmt. An Hand der Angaben von Zejda (1965) wurde für unser Material ein Alter von drei bis sechs Monaten angenommen.

Als Bezugsgrößen für die Bewertung der Relation von Organgewicht zu Körpergewicht dienten: Nettokörpergewicht I (= Bruttokörpergewicht minus Gewicht von Magen-, Darm- und Blaseninhalt), Nettokörpergewicht II (= Nettokörpergewicht I minus Gewicht von Haut- und Eingeweidefett) und Nettokörpergewicht III (= Gewicht des abgehäuteten exenterierten Körpers plus Gehirngewicht).

Die Mittelwerte der drei Nettokörpergewichte ließen keinen sicheren Unterschied zwischen den Geschlechtern erkennen. Der Gesamtfettanteil — bezogen auf Nettokörpergewicht III — lag bei den weiblichen Rötelmäusen gesichert höher als bei den männlichen Individuen.

Das durchschnittliche Hirngewicht der männlichen Individuen unserer Stichprobe liegt mit 0,579 g höher als das der Weibchen mit 0,559 g. Eine statistische Auswertung der Allometriedaten für das Hirn unterblieb, da nach Zejda (1965) das Körpergewicht der Rötelmaus mehr durch den Zustand der Geschlechtsaktivität als durch das Alter bestimmt wird und das Körpergewicht als Bezugsgröße für einen Vergleich der Hirngewichte ungeeignet erscheint. Das relative Hirngewicht von *Clethrionomys glareolus* ähnelt dem von *Apodemus sylvaticus* und übertrifft die Werte vergleichbarer Individuen der Haus- und Albinomaus.

Die Herzexponenten sind für beide Geschlechter nur zufällig verschieden und liegen mit *a* = 1,06 für ♂♂ bzw. *a* = 0,99 für ♀♀ relativ hoch. Ähnlich hohe Herzexponenten finden Frick (1962) für gravide Albinomäuse und Zehner (1967) für im Freigehege gehaltene Albinomäuse. Auch für den Herzkoeffizienten läßt sich kein eindeutiger Geschlechtsunterschied finden. Die relativen Herzgewichte liegen niedriger als bei *Apodemus sylvaticus* und sind den für *Mus musculus* angegebenen Werten recht ähnlich.

Die Allometrieexponenten für die Lunge (und die zugehörigen Organkoeffizienten) sind für Männchen und Weibchen (♂♂ *a* = 1,135, ♀♀ *a* = 1,172) nicht verschieden. Sie liegen deutlich höher als bei den bisher untersuchten Murinae. Die relativen Lungengewichte entsprechen den für *Mus musculus* veröffentlichten. Die Allometrieexponenten der Leber sind für männliche und weibliche Rötelmäuse unserer Stichprobe gesichert verschieden. Schwere Rötelmausmännchen besitzen eine leichtere Leber als Weibchen von gleichem Körpergewicht. Die Leberexponenten von *Clethrionomys glareolus* ähneln für beide Geschlechter den entsprechenden Werten bei Hausmäusen, sind aber gesichert höher als die Werte für Wald- und Albinomaus.

Einen Geschlechtsunterschied zugunsten der männlichen Tiere für den Allometrieexponenten der Nieren, wie er für Haus- und Albinomaus angegeben wird, finden wir bei unserem Material nicht (♂♂ a = 0,964, ♀♀ a = 0,960). Auch die Organkoeffizienten sind nicht überzufällig verschieden. Das relative Nierengewicht weiblicher Rötelmäusse ist nur geringfügig höher als das der weiblichen Albinomaus und bleibt ganz deutlich unter den für *Apodemus sylvaticus* und *Mus musculus* ermittelten relativen Nierengewichten.

Summary

120 male and 91 female bank-voles *(Clethrionomys glareolus)* have been caught alive in a mixed forest area of the Taunus Mountains between July and October 1963. Body weight and organ weights of these voles are recorded.

The two sexes do not differ in body net weight, however the average brain weight of the males is higher (0.579 g) than that of the females (0.559 g). The allometric index of the heart differs incidentally only in the two sexes, it is relatively high (a = 1.06 for the males, a = 0.99 for the females). The indexes for the lungs (males a = 1.335, females a = 1.172) and kidneys (males a = 0.964, females a = 0.960) do not differ in the two sexes. However, there is a difference of the allometric index of the liver (males a = 1.38, females a = 1.77). The heavier male bank-voles have a relatively lighter liver than females of the same body weight.

Literatur

Adamczewska, K. A. (1961): Intensity of reproduction of the *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) during the period 1954—1959. Acta theriologica **5**, 1—21.

Bertalanffy, L. von, and Pirozynski, W. J. (1952): Ontogenetic and evolutionary allometry. Evolution **6**, 387—392.

Brody, S. (1945): Bioenergetics and growth. New York.

Chitty, H., and D. (1960): Body weight in relation to population phase in *Microtus agrestis*. Symposium theriologicum Brno 1960, 77—86.

Class, I. (1961): Der Einfluß vermehrter körperlicher Tätigkeit auf die Organgewichte von Albinomäusen. Quantitative Untersuchungen an dem erbreinen Stamm „Agnes Bluhm“. II. Mitteilung. Z. Anat. **122**, 251—265.

Crowcroft, P., and Rowe, F. (1961): The weight of wild house mice *(Mus musculus* L.) living in confined colonies. Proc. Zool. Soc. London **136**, 177—185.

Davis, D. E. (1949): The weight of wild brown rats at sexual maturity. J. Mamm. **30**, 125—130.

Frick, H. (1957 a): Betrachtungen über die Beziehungen zwischen Körpergewicht und Organgewicht. Z. Säugetierkunde **22**, 193—207.

— (1957 b): Quantitative Untersuchungen an äthiopischen Säugetieren. (I. Absolute und relative Gewichte von Herz, Leber, Milz und Nieren.) Anat. Anz. **104**, 305—333.

— (1958): Betrachtungen zum allometrischen Wachstum einiger Nagetiere. Verh. Dtsch. Zool. Ges., Frankfurt 1958, 308—314.

— (1962): Über den Einfluß der Gravidität auf die Gewichte innerer Organe. Verh. Anat. Ges., 58. Vers. Genua 1962, 247—257.

Harde, K. W. (1954/55): Die Organproportionierung bei zwei Mäusezuchtstämmen mit sehr verschiedener Körpergröße. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. **65**, 439—458.

Hatai, S. (1913/14): On the weights of the abdominal and the thoracic viscera, the sex glands, ductless glands, and the eyeballs of the albino rat *(Mus norvegicus albinus)* according the body weight. Amer. J. Anat. **15**, 87—119.

Herre, W. (1955): Fragen und Ergebnisse der Domestikationsforschung nach Untersuchungen am Hirn. Verh. Dtsch. Zool. Ges., Erlangen 1955, 144—214.

Hesse, R. (1921): Das Herzgewicht der Wirbeltiere. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. **38**, 243—364.

Hradil, F., Wildt, S., und Sýkora, J. (1966): Veränderungen des Körper- und Organgewichtes der Wistarratte während der postnatalen Entwicklung. II. Zschr. Versuchstierkde. **8**, 287—299.

Imbrie, J. (1956): Biometrical methods in the study of invertebrate fossils. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **108**, 211—252.

Jackson, C. M. (1913/14): Postnatal growth and variability of the body and the various organs in the albino rat. Amer. J. Anat. **15**, 1—68.

Kermack, K. A. (1954): A biometrical study of *Micraster coranguinum* and *M. (Isomicraster) senonensis*. Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B. **237**, 375—428.

Kermack, K. A., and Haldane, J. B. S. (1950): Organic correlation and allometry. Biometrica **37**, 30—41.

KLATT, B. (1919): Zur Methodik vergleichender metrischer Untersuchungen, besonders des Herzgewichtes. Biol. Zbl. **39**, 406—421.
— (1921): Studien zum Domestikationsproblem. I. Untersuchungen am Hirn. Bibl. genet. **2**, 1—180.
KLATT, B., und VORSTEHER H. (1923): Studien zum Domestikationsproblem. II. Bibl. genet. **6**, 1—166.
KLEMMT, L. (1960): Quantitative Untersuchungen an *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758). (Absolute und relative Gewichte von Gehirn, Herz, Lunge, Leber, Milz, Nieren und Hoden.) Zool. Anz. **165**, 249—275.
KOPEĆ, S. (1939): Geschlechtsunterschiede, Asymmetrien und Variabilität der Gewichte der inneren Organe und einiger Knochen bei 252 Tage alten Mäusen. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. **59**, 73—88.
MACKAY, L., and MACKAY, E. (1927/28): Factors which determine renal weight. Amer. J. Physiol. **83**, 179—201.
MOLL, R. (1967): Über den Einfluß extremer Fleischernährung auf die Organgewichte weiblicher Albinomäuse. (Quantitative Untersuchungen an dem Zuchtstamm „Agnes Bluhm". V.) Zool. Anz. **178**, 18—33.
MÜLLER, W. (1883): Die Massenverhältnisse des menschlichen Herzens. Hamburg und Leipzig.
NORD, H. J. (1963): Quantitative Untersuchungen an *Mus musculus domesticus* Rutty, 1772. (Absolute und relative Gewichte von Gehirn, Herz, Lunge, Leber, Milz, Nieren und Hoden). Zool. Anz. **170**, 311—335.
REID, J. (1843): On the measurements of the heart. Tables on the weights of some of the most important organs of the body at different periods of life. Physiological, anatomical and pathological researches. London 1843 (zit. nach W. MÜLLER, 1883).
RENSCH, B. (1948): Organproportionen und Körpergröße bei Säugetieren und Vögeln. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. **61**, 337—412.
ROBINSON, B. (1748): A dissertation on the food and discharge of human bodies. London 1748 (zit. nach W. MÜLLER, 1883).
RÖHRS, M. (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung Zschr. wiss. Zool. **162**, 1—95.
ROTHE, H. (1934): Die Größe des Herzens und einiger anderer Organe (Leber, Milz, Nieren) bei der grauen und weißen Hausmaus. Zool. Anz. **105**, 281—286.
SCHIRMER, G. (1967): Über den Einfluß erhöhter Umgebungstemperatur auf die Organgewichte weiblicher Albinomäuse. (Quantitative Untersuchungen an dem Zuchtstamm „Agnes Bluhm". III.) Zool. Anz. **178**, 155—174.
SEELIGER, H. (1960): Quantitative Untersuchungen an Albinomäusen (erbreiner Stamm „Agnes Bluhm"). (Absolute und relative Gewichte von Gehirn, Herz, Lunge, Leber, Milz, Nieren und Hoden). Anat. Anz. **109**, 51—73.
SÝKORA, J., WILDT, S., und HRADIL, F. (1965): Veränderungen des Körper- und Organgewichtes der Wistarratte während der postnatalen Entwicklung. I. Zschr. Versuchstierkde. **7**, 23—34.
WARREN, F. L. (1940/41): Relative kidney weights of male and female mice. Nature (Lond.) **146**, 367.
WETTE, R. (1959): Regressions- und Kausalanalyse in der Biologie. Metrika **2**, 131—137.
WILDT, S., SÝKORA, J., und HRADIL, F. (1966): Veränderungen des Körper- und Organgewichtes der Wistarratte während der postnatalen Entwicklung. III. Zschr. Versuchstierkde. **8**, 357—371.
ZEHNER, I. (1967): Über den Einfluß veränderter Umwelt (Freigehege) auf das Herzgewicht der Albinomaus. (Quantitative Untersuchungen an dem Zuchtstamm „Agnes Bluhm". IV.) Zool. Anz. **178**, 1—18.
ZEJDA, J. (1965): Das Gewicht, das Alter und die Geschlechtsaktivität bei der Rötelmaus *(Clethrionomys glareolus* [Schreb.]). Zschr. Säugetierkde. **30**, 1—9.
ZIMMERMANN, K. (1950): Die Randformen der mitteleuropäischen Wühlmäuse. Syllegomena Biologica, Festschr. z. 80. Geburtstage v. O. KLEINSCHMIDT. Leipzig, 454—471.

Anschrift des Verfassers: Dr. P. LÖBMANN, Anatomisches Institut, 6 Frankfurt, Ludwig-Rehn-Straße 14

Habitat Disturbance and Cardiovascular Disease in Animal Populations, with Especial Reference to the African Elephant[1]

By Sylvia K. Sikes

Eingang des Ms. 30. 9. 1967

Abstract

The African elephant was found, during a recent survey of 68 species of free-living wild mammals and birds in East Africa[2], to be susceptible to *medial sclerosis* and *"elephant atheroma"*. A pilot field study was then carried out on the ecology of these diseases in the elephant, by comparing their incidence in a 'natural' (or 'undisturbed') habitat with that in two 'degenerate' ('disturbed' or 'stressed') habitats. A correlation was found between the occurrence of these diseases and the progressive degeneration of the habitat. This in turn was associated with overcrowding and partial restriction of movement, preventing normal seasonal behaviour patterns of migration and breeding, characteristic of the species. Possible contributary factors, associated with progressive imbalance of the ecosystem, are discussed. These include sun stress, overpopulation, and dietary changes.

Introduction

A field survey of cardiovascular disease in 68 species of free-living wild mammals and birds was recently carried out in East Africa by the author under the auspices of the Nuffield Institute of Comparative Medicine, Zoological Society of London. Its primary object was to investigate the susceptibility to cardiovascular disease of animals living in natural, as compared with captive, conditions (Fiennes 1965).

Of the 43 species of mammals studied, 37 species had uncomplicated lipid deposits in the arterial intima, thought to represent a normal physiological occurrence, and 13 had atheroma-like lesions of the intima; 20 out of the 25 species of birds examined showed positive lipidosis. In some species, *medial sclerosis* and various parasitic arteritides were also found.

The African elephant *(Loxodonta africana africana* Blumenbach) was chosen from among the susceptible mammalian species as the subject of an ecological study of its naturally occurring patterns of cardiovascular disease. All subsequent references in this paper to "elephant" refer only to the African elephant, unless otherwise stated. The study was made on wild elephant living in three different habitat types: one "natural", or "undisturbed" which served as the control) and two "disturbed" or "stressed" (Fiennes 1964).

Medial sclerosis occurred in elephant, but was found to be confined to those living in the disturbed habitats

It usually affected the muscular portion of the aorta (see Fig. 2, portions III —

[1] The full manuscript of this paper, which was read at the Symposium of the Royal Society of Medicine (Section of Comparative Medicine), London, on 19th April 1967, is offered to the Zeitschrift fuer Saeugetierkunde by courtesy and recommendation of the Royal Society of Medicine, whose journal relates primarily to matters directly related to human medicine. The Royal Society of Medicine will, however, publish an abstract of this paper in their Proceedings in the near future.

[2] Financed by the British Heart Foundation.

V inclusive) and larger muscular arteries, and was characterised by the formation of rigid calcific plates in the *tunica media,* causing both rigidity and reduction in the diameter of the lumen of the artery.

Uncomplicated deposits of sudanophilic lipid could be detected in the *tunica intima* overlying the supportive structures of the aorta and the muscular arteries (including the coronary arteries) of elephants from all types of habitat. These deposits were greatest in very young calves of both sexes, and in lactating and pregnant females and were thought to be stages in a normal, possibly reversible, physiological process. These are therefore *not* treated here as "atheroma".

In elephants living in the disturbed habitats, however, additional and more extensive deposits of sudanophilic lipid were found to occur in the intima of the aorta and muscular arteries. These deposits were characteristically associated with intimal hyperplasia, disruption of the internal elastic lamina, and hyaline degeneration. In many cases they bore a considerable resemblance to lesions characteristic of human atheroma. This condition is therefore regarded as pathological and is subsequently referred to here as "elephant atheroma".

Methods

Having established the susceptibility of wild, free-living African elephants to cardiovascular disease, the next step was to determine whether there was or was not a direct relationship between the occurrence and the habitat type in which the elephants were living. Secondly, it was necessary to try to determine whether the calcific lesions seen in the *tunica media* had, or had not, got a separate aetiology from the lipid-containing intimal lesions, or "elephant atheroma". Thirdly, the nature of the apparently normal occurrence of intimal lipid deposits in all elephants, confined to certain parts of the arterial wall, also demanded further investigation, perhaps on a comparative basis, by consideration of similar occurrences in other species having same specialised adaptation of the circulatory system relative to their environment.

1. The first aspect of the problem was therefore tackled by devising simple quantitative techniques for estimating separately the relative amount of calcific deposits, and the relative amount of sudanophilic lipid laid down in the aorta[3] wall of each elephant. In each case the result was expressed as the area *per centum* of aortic wall containing the deposit. The mean percentage for each age group belonging to each habitat was then calculated.

The results in the case of aortic calcium are shown in Fig. 2. The complete absence of medial calcific deposits in elephants of all age groups living in the *montane* habitat indicates the norm. In the case of *scrubland* elephants, peak medial calcification of the aorta occured in adult elephants at about 25—30 years, (as a rough guide, it is reasonable to treat the development and life span of the African elephant as broadly comparable to that of man [Sikes 1966 a]), falling off above this point. This period coincides approximately with the onset of encroachment on the forest refuges by human settlement, and the attraction of resident elephant populations into the savannah habitats by the provision of artificial water supplies. There is therefore some reason to think that the onset of medial sclerosis in these elephant populations may have coincided with very early stages in habitats stress. In the case of the *grassland* elephants, where all adults showed some medial sclerosis, there was a sharp continuous rise into the older age groups with no clear peak. Degeneration of this habitat is more advanced

[3] In elephants, the word "aorta" here refers only to the part of the vessel distal to a transverse line running through the scar of the *ductus arteriosus* and separating the aorta from the aortic arch.

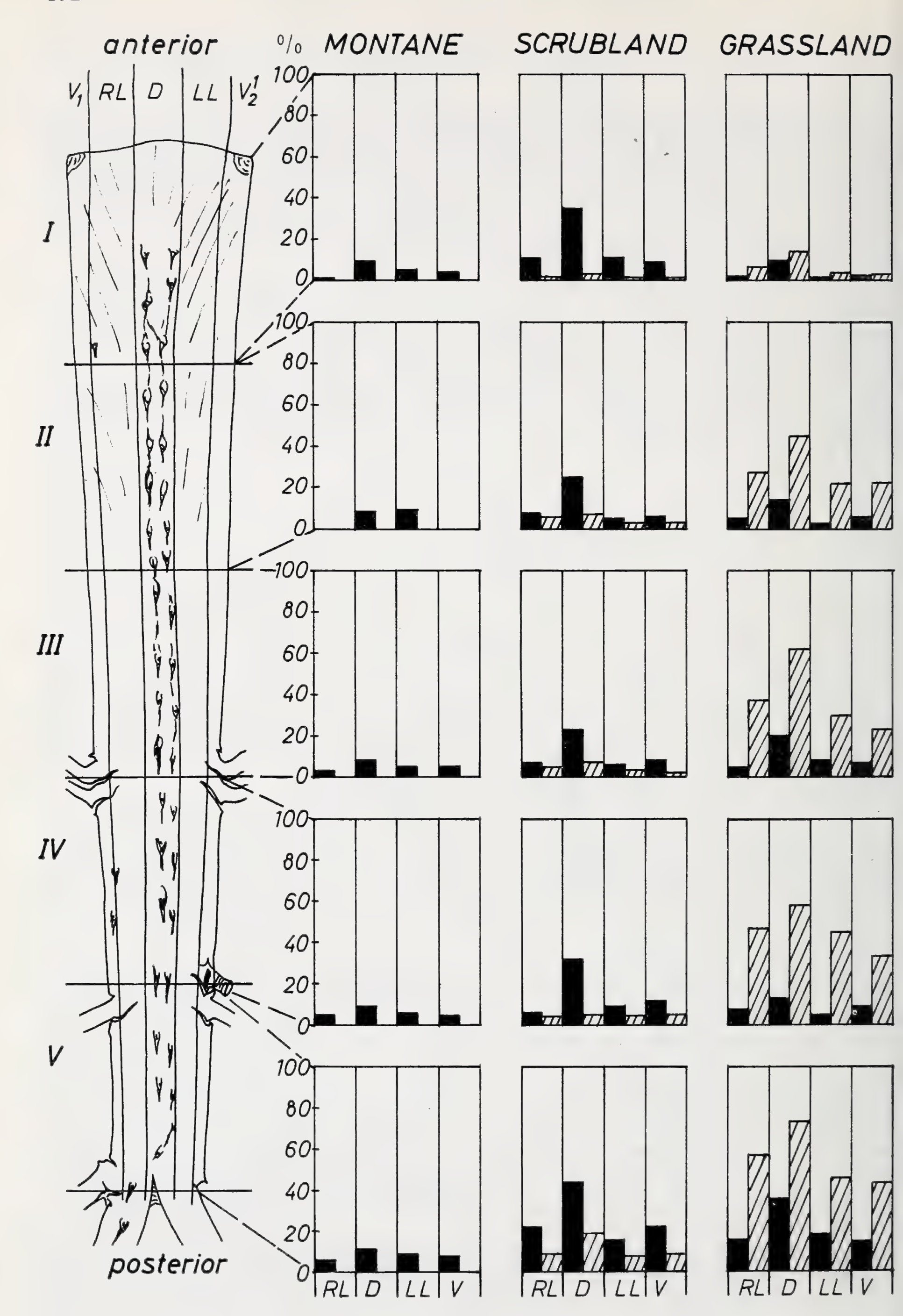


Fig. 1. Intra-Aortic Lipid/Ca, Distribution %: African Elephant: internal view of aorta wall and histograms for each portion V_1 and V_2: ventral, RL: right lateral, D: dorsal, LL: left lateral

at the time of writing (1967) than that of the scrubland type studied and probably began before any of the elephants living there today were born.

2. Secondly, the intra-aortic distribution of each was analysed by a quantitative mapping technique, based on area counts using a $^1/_2$ cm grid. The aorta was slit open by a longitudinal, ventral incision and mounted flat, intimal surface uppermost, in convenient lengths, in linear order on stiff polythene boards. The reassembled aorta was then apportioned as shown in Fig. 1, and the area counts made separately for the sudanophilic and calcium deposits in each portion. The area percentage was found in each case, and the results analysed by various methods. In Fig. 1, the extent of the sudanophilic deposits (black) and calcium deposits (shaded) in each portion of the aorta is illustrated by means of histograms. Here the mean area *per centum* of each portion of aorta containing the deposit is shown for elephants of all age groups and both sexes for each of the three habitat types studied. A summary of the mean percentage intraaortic distribution of lipoidal and calcific deposits is given in Table 1.

3. The third aspect, namely the occurrence of apparently normal deposits of intimal sudanophilic lipids in the arteries was investigated by light microscopy in conjunction with the quantitative analyses described above.

Habitat Types

The three habitat types studied will be referred to here conveniently as "montane", "scrubland" and "grassland". They were characterised by the following main features:

1. *Montane.* Extensive ranges of high altitude terrain (5,000 t 10,000 feet above sea level), indigenous, humid, alpine forest (or jungle) and moorland, cool equable temperatures, abundant flowing streams of fresh, clear water, an abundant and varied diet, including numerous kinds of arboreal fodder (fruit, foliage, twigs, bark, root and stem tubers, and leaf mould, as well as montane bamboo, sedge and other grasses). Adequate privacy and security for mating and calving, and freedom both to migrate and to meander according to the natural seasonal cycles, characterised the habitat.

This type of habitat may be regarded as "natural" and is known to have been the preferred stable environment of the African elephant in the past. There is even a hint to be detected in the illustrations on the tomb of Queen Hatshepsut at El-deir el Bahri, dating from about, 1,500 B. C., that real jungle was the type of country from which the ivory imported from the land of Pwnt (East Africa) was then obtained (Reusch 1954). As in the past, elephants living today in this habitat type are still subjected only to irregular disturbance by hunters, and are not yet overpopulated within the available range.

2. *Scrubland* and 3. *Grassland:* Both these habitat types, ecologically regarded nowadays as degenerate Savannah woodland, are unsuited in character to the continuous presence of large populations of elephant. In the past they were only used in transit during long-distance elephant migration, and, during rainy-season meanderings, for limited periods (Sikes, 1966b; Bere, 1966).

Nowadays, however, large elephant populations have become effectively confined within these areas, which usually consist of national parks and game reserves, surrounded by continually encroaching areas of human settlement with their agricultural and industrial development schemes. Total protection from hunters, and the effective closure of the old migration routes giving access to the forests, has resulted in a rapid build-up of the elephant population within the area with its sequelae of changed patterns of mating and breeding behaviour, the adoption of new food preferences, lack of exercise, changed community structure and perhaps even "boredom".

The stability of elephant communities is complex and seems to be important to their life and health. Moreover, the pressure of so many large mammals on the soil, vegetation, and water supplies has brought about an unprecedented change in the habitat itself, so that the already limited arboreal browse has had to be virtually replaced by a diet consisting mainly of grass (Buss 1961), and the essential shade canopy provided by forest thickets has virtually disappeared (Sikes, in press). These two disturbed habitats differ from each other in relation to their basic biological carrying capacity, which in turn depends upon climatic, hydrological and geological differences.

Contrary to popular concepts about these habitats (Sheldrick 1966), comparable habitats have been demonstrated in South Africa to tend, under bad management or livestock pressure, to degenerate ecologically all too rapidly, and almost irreversibly, into desert (Acocks 1964). The sensitivity of certain African habitats to overstocking was also outlined by Phillips (1959). These habitats may thus be regarded as "disturbed", "degenerate", or "stressed", insofar as these terms describe an acute imbalance of the ecosystem, in which the elephant itself figures as a major factor.

Results

The results of the quantitative investigation of the three aspects of a possible relationship between habitat type and cardiovascular disease were as follows:

1. Calcific deposits in the *tunica media* of the aorta wall did not occur in any elephant in the montane (natural) habitat. They were found in small amounts in some elephant in the scrubland habitat, especially in nursing females, sub-adults (teenagers), and prime adults (Sikes, 1966 a). They occurred in all the elephant of both sexes and all age groups examined in the grassland habitat; in some cases the condition was so advanced that the abdominal aorta resembled a rigid pipe with the lumen acutely reduced in diameter, and some of the ostia of the smaller branches totally occluded. The deposits were always maximal at the posterior end of the aorta and minimal at the anterior end, and in advanced cases, calcific deposits also occurred in variable amounts in the media of the coronary, carotid, brachial, common iliac, mesenteric, coeliac, renal and femoral arteries.

This condition was invariably associated with large, rather square-shaped, flaccid hearts with the secound (right) ventricular apex prominent, the fatty mantle reduced, and fenestrated aortic valve cusps. By contrast, in montane elephants the hearts showed high muscle tonus and an extensive fatty mantle, and had only a single ventricular apex (the left) prominent. No case of fenestration of the cusps of the aortic valve was noted in montane elephants.

2. Uncomplicated, sudanophilic lipid deposits occurred in limited amounts, confined to the intima overlying supportive thickenings of the aorta and muscular arteries (including coronaries) in all the elephants examined, including calves. These deposits were more extensive in all lactating and pregnant females than in other females and any males.

3. Sudanophilic lipid deposits occurred in some elephantes from the disturbed habitats in larger amounts in the abnormally thickened intima of the aorta and muscular arteries (including the coronaries), complicated by such changes as disruption of the internal elastic lamina, fibrous hyperplasia, a proliferation of macrophages, and hyaline degeneration. In certain cases, these resembled various types of atheromatous 'buttons', and 'plaques', and in two cases from the grassland habitat also had associated intimal calcific deposits. This condition occurred to the greatest extent in the scrubland and to some extent in the grassland elephants.

4. Medial calcification and atheroma-like plaques sometimes occurred simultane-

Intra-Aortic Distribution of lipoidal and calcific deposits

(Mean area per cent of aortic wall)

Lipid				Calcium			
RL	D	LL	V	RL	D	LL	V
			Montane Elephants				
1.1	9.8	5.6	3.6	0	0	0	0
0.6	7.9	0.5	0	0	0	0	0
3.4	8.2	5.3	4.7	0	0	0	0
5.3	9.2	5.9	4.8	0.2	0.2	0.2	0
6.2	11.5	8.8	8.0	0	0.6	0.2	0.1
			Scrubland Elephants				
11.13	34.5	11.5	9.3	1.6	2.8	1.2	0.8
8.0	24.9	5.2	5.7	7.7	6.6	2.8	2.7
7.4	22.3	6.6	8.2	5.2	7.3	4.2	2.0
6.3	27.0	9.0	11.6	4.1	5.0	3.8	5.1
22.2	44.2	15.4	22.6	9.2	18.9	8.2	8.7
			Grassland Elephants				
2.2	10.0	1.6	2.7	6.5	14.0	4.2	3.1
5.3	14.0	2.1	5.3	27.1	44.2	21.5	21.8
5.1	19.7	7.8	6.6	36.5	61.4	29.9	23.5
7.7	13.5	4.8	8.8	44.8	58.2	45.1	33.0
15.7	36.0	18.2	15.4	57.5	73.0	46.1	44.0

ously, so the intra-aortic distribution of each was analysed by means of histograms. The results showed that the development patterns were basically independent of each other. It was therefore decided to treat the two conditions separately.

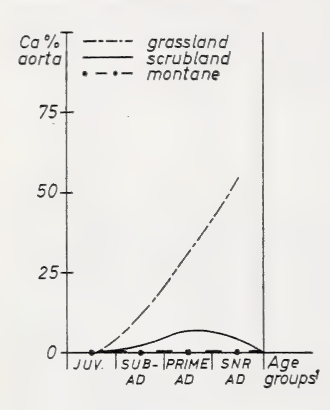
5. The calcific deposits in the arterial *tunica media* do not appear to differ histologically from those found in medial sclerosis in other mammals (Lindsay and Chaikoff, 1963) and in man. They are therefore referred to here as *medial sclerosis*. The abnormal lipid deposits had so many features resembling conditions described as "atheroma" in other mammals (Dahme, 1962; Finlayson, 1965; Gresham and Howard, 1963) that they are described here as "*elephant atheroma*". In elephant, although neither condition showed a direct correlation with age, it was apparent that in positive cases deposition of both calcium and lipid probably increases progressively in the life of the individual animal.

6. A preliminary study of the anatomy of the supportive structures in the arterial wall of a number of wild mammals (notably of the elephant, hippopotamus, rhinoceros, giraffe, eland, klipspringer, gerenuk, lion and zebra [Sikes, 1968]) suggested that in large mammals these structures have various forms according to their position in the artery relative to its branches and bifurcations. They appear also to be adapted to meet mechanical stresses operating in or on the artery by the blood itself, by movements of associated structure, and by movements of the whole animal.

It was in the intima overlying these structures that small, uncomplicated deposits of sudanophilic lipid were found to occur almost universally. It seems not improbable that such deposits represent stages in a normal, perhaps reversible physiological process. Moreover, there is some evidence suggesting that the supportive structures of the arterial wall may have specific adaptations to meet particular circulatory requirements in mammals with specialised habits, such as the amphibious habit of the hippo, or the rupicolous habit of the klipspringer.

Factors in the Disturbed Habitat which may be related to Cardiovascular Disease

It was not possible, in the study described above, to isolate specific habitat factors for analytical study in relation to the cardiovascular disease patterns found. It would be very difficult to do this in the field, other than by extensive statistical programming, and in the case of elephant this kind of study still presents almost insuperable problems in terms of available finance. The isolation of specimens in experimental areas would itself negate the object of the study, because the animals would cease to be free-living. The kind of factors usually isolated for study in this type of ecological investigation include the substrate, water, light, temperature, atmospheric gases, nutrients, interactions with other species (including man), intra-specific reactions, fluctuation of cycles of the ecosystem as a whole, and its dynamics in terms of energy turnover and productivity (SOUTHWOOD, 1966).



[1] Juveniles: birth to 10 years – sub-adults: 10 to 22 ± years – prime adults: 20 – 40 ± 5 years – senior adults: 40 ± 5 years, and above (SIKES, 1966 a)

Fig. 2. Habitat and Medial Sclerosis: African Elephant

However, it is possible to mention certain factors which appear to be important in relation to the elephant populations in the habitat types studied. In the natural, or control, habitat, elephant population size is kept in check by hunters. Interesting terrain, an extensive migratory range; an abundant and varied diet; shade and humidity provided by the forst canopy and montane mists (SPURR, 1964); and privacy for breeding and the nurture of calves, apparently characterise the habitat norm for healthy elephants.

In contrast, the "stressed" or "disturbed" habitats are characterised by a resent sharp increase of the elephant populations within comparatively limited areas, in which no check on the population — as by hunters — usually occurs. Progressive destruction of the vegetational cover has taken place, restricting the diet drastically both in variety and quantity and reducing the shady canopy. Advancing destruction of the canopy has resulted in increased exposure to the unmitigated heat and light of the tropical sun. The restricted range results in frustration of the migration instinct, together with the denial of access to forests. Enforced mating and calving on the open and denuded range subjects dams and newborn calves to stress from excessive heat, light, dehydration and predators. The natural method of herd regrouping associated with former seasonal migratory movements is disrupted and behaviour patterns changed.

Discussion

It seems very possible that medial sclerosis of the arteries may have a simple and direct relationship to sun stress. It is, however, difficult to be sure whether this is due primarily to excessive exposure to direct ultraviolet rays, or whether dietary or metabolic control factors also contribute. In the case of elephant atheroma, it is again unclear whether dietary factors are of primary importance such as, on the negative side, the lack of mineral and/or vitamin-rich arboreal products, or perhaps, on the positive side, some nutrient factor peculiar to, or excessive in, the scrubland habitat. Perhaps it would be reasonable to regard these two forms of cardiovascular disease in elephants as indicators of stress, whether the operating stress is simple or multifactorial.

In searching for possible explanations in the case of elephants, we can as yet only speculate as to what factors may really constitute "stress" to an elephant, for the study of ecology and ethology of the large African mammals is still only in its infancy. It is possible, however, to discuss some of the more obvious of the environmental factors which, in the degenerate habitats, have deviated from the norm (forest).

Light is the first of these factors. This may have particular significance in the case of a naturally migratory animal such as the African elephant. Length of day, light intensity and wave length are now known to be variables directly associated with the migratory habit in birds and certain small mammals in temperate zones. The light stimulus, incident on the eye, indirectly affects the anterior lobe of the pituitary by way of the central nervous system. The first extensive studies of this type were made by Rowan (1932; 1938), Benoit (1936) and Benoit and Ott (1944). Bisonnette and Wadlund (1932) and Riley (1936; 1937) and Miller (1948) also showed that the reproductive period, stimulated initially by the increasing length of day, in certain migratory birds is followed by a refractory period of insensitivity of these endocrine glands to changes in the light stimulus.

In migratory species of birds which cross the equator during the southward flight, stimulation of the gonad by the increased light intensity in the lower latitudes is inhibited during this refractory period. Bissonnette (1932) was also able to produce precocious maturation of the testes of ferrets which were artificially illuminated outside the normal breeding season. Delost (1960; 1962) studied the relationship between light, endocrine changes, and migration in some migratory mammals in France, namely some rodents and insectivores, and found a direct relationship between changes in the length of day, the activity of the adrenal gland, and the onset of migration. There is thus an increasing body of evidence that the normal migratory, endocrine and reproductive patterns of certain birds and mammals are largely dependent upon stimulation by light.

The disruption of these patterns by a change in the environmental light stimulus may thus cause metabolic or endocrine changes, which may, in turn, have some indirect relationship to the occurrence of cardiovascular disease. A seasonal fluctuation in lipidosis was demonstrated in rats by Thorp (1963). Perhaps experiments using a light stimulus of variably controlled intensity, wave length and exposure time, incident directly and/or indirectly on the eyes of selected wild mammals, known to have seasonal light-dependent rhythms, could be designed to investigate the problem further.

Overcrowding. The effect of enforced overcrowding in large gregarious mammals such as elephant may also be an important factor. It seems probable that it may result in disruption of intra-herd reactions and status. In the past, huge temporary congregations of several elephant herds and clans were formed during the migratory period. By contrast, elephant populations nowadays effectively confined within the disturbed habitats, are virtually stationery. There appears to be no adequate outlet for the seasonal energy build-up formerly utilised on the long migratory marches. Accounts of the apparently wanton destruction of trees by elephant in these habitats (Anon. 1957) perhaps suggest an answer. And, although it has been stated (Bere 1966) that elephants do not exhibit "territorial behaviour", there is good reason to think that they may exhibit both seasonal and spacial interactions within the herd which constitute a form of "territorial" reaction. In some cases, disruption of such behaviour patterns results in "displacement behaviour", which may take the form of a natural vandalism. This type of behaviour was noticed by Prior (1964) in roedeer in England and was discussed more recently by Ardrey (1967).

Many wild animals also require the stimulus of certain behaviour patterns involving aggression and display before effective mating can take place: in overcrowded conditions these requirements may not be fulfilled. Perhaps a combination of factors

of this type, disrupting specific behavioural sequences, with an associated disruption of endocrine cycles, may contribute to changes already noted in the breeding cycle of elephants in a degenerate habitat in Uganda, described by Buss and Savidge (1966).

Dietary restriction and imbalance may also cause some imbalance of the internal environment of the body, which in turn may lead to specific metabolic derangement, such as that of calcium and lipids.

Without human interference, it is probable that natural selective processes in a wild population of elephant in an increasingly ill-balanced eco-system would begin to operate early, eliminating supernumerary animals and increasing infant mortality, until equilibrium between the animal population and its habitat was restored (Errington 1957). In the elephant populations studied by the author, however, in one such habitat the elephant had not only been protected from their main natural predator (man), but had even been provided with artificial water supplies when a severe natural drought occurred in 1961, which would otherwise have decimated the population (Sikes 1966 b). This population had thus been protected from the effective operation of two major natural selective processes.

Intrinsic selective processes, however, had apparently not been prevented, for the high incidence of advanced medial sclerosis in the habitat under maximum stress suggests that this disease may function as a natural population-control mechanism in elephant. It not only reduces the health and mobility of individual animals, but also apparently reduces overall longevity in the population as a whole (Sikes, in Press). In the partially stressed habitat, its incidence in younger animals and nursing cows, with a peak in the 25—30 years age group, suggests that it could be regarded as an indicator of the incipient breakdown of at least one important factor in an environment optimal for elephant — namely the amount and kind of incident light.

The incidence of "elephant atheroma" is more difficult to interpret in these terms, but its direct correlation with habitat degeneration suggests that it also may indicate a deviation in some other environmental factor, or factors, at present unidentified, from the optimum.

Acknowledgments

The survey, of which the studies on cardiovascular disease in African elephant described in this paper were part, was financed by the British Heart Foundation, and carried out under the auspices of the Nuffield Institute of Comparative Medicine, Zoological Society of London. The sponsorship of the project by these organisations is gratefully acknowledged.

The author is indebted to Mr. R.N. T-W-Fiennes, Pathologist, Zoological Society of London, and Professor J.F. Smith, Department of Morbid Anatomy, University of London, for advice on the identification of pathological lesions and their relationship to those of similar diseases in man. The assistance given by the Game and Parks Departments of Kenya and Uganda in authorising the collection of the elephants for autopsy is also gratefully acknowledged.

Zusammenfassung

Während einer kürzlich unternommenen Serie von Beobachtungen an 68 Gattungen von freilebenden wilden Säugetieren und Vögeln in Ost-Afrika wurde festgestellt, daß der afrikanische Elefant die Tendenz zu medialer Sklerose der Aorta sowie zu „Elefanten-Atheroma" aufweist.

Daraufhin wurde eine vergleichende Studie der Oekologie dieser Kreislauferkrankungen an Elefanten unternommen, um festzustellen, inwiefern die Inzidenz derselben beeinflußt wird von den Umständen in einem natürlichen, oder „ungestörten", Habitat im Gegensatz zu den Umständen in zwei Habitat-Typen, deren Gleichgewicht gestört, „degeneriert" oder „stressed" ist.

Das Auftreten dieser Erkrankungen zeigte einen klaren Zusammenhang mit der fortschreitenden Degeneration des Habitats. Diese wiederum war verbunden mit Überbevölkerung und teilweiser Beschränkung der Tierbewegungen, so daß das normale, dem Elefanten eigene, jahreszeitlich bedingte Verhalten in bezug auf lange Wanderungen und Fortpflanzung unterdrückt oder stark behindert war. Andere Faktoren, die zu den Erkrankungen beitragen können

und im Zusammenhang mit dem gestörten Gleichgewicht des Ekosystems stehen, wie übergroße Sonnenbestrahlung, Übervölkerung und einschneidende Änderungen in der Äsung der Elefanten, werden diskutiert.

References

ACOCKS, J. P. (1964): Karoo vegetation in relation to the development of deserts. Ecological Studies in Southern Africa. 100—112 (Ed. D. H. S. Davis) The Hague: Funk.

ANONYMOUS (1957): Tsavo Royal National Park. Royal National Parks of Kenya. 33—51. Nairobi.

ARDREY, R. (1967): The Territorial Imperative. London: Collins.

BENOIT, J. (1936): Facteurs externes et internes de l'activité sexuelle. 1. Stimulation par la lumière de l'activité sexuelle chez le canard et la cane domestiques. Bull. biol. Fr. Belg. **70**, 487—533.

BENOIT, J., and OTT, L. (1944): External and internal factors in sexual activity. Effect of irradiation with different wave-lengths on the mechanisms of photostimulation of the hypophysis and on testicular growth in the immature duck. Yale J. Biol. Med. **17**, 24—46.

BERE, R. (1966): The African Elephant. London: A. Barker.

BISSONNETTE, T. H. (1932): Modification of mammalian sexual cycles; reactions of ferrets *(Plutorius vulgaris)* of both sexes to electric light added after dark in November and December. Proc. Soc. **B 110**, 322—336.

BISSONNETTE, T. H., and WADLUND, A. P. R. (1932): Duration of testis activity of *Sturnus vulgaris* in relation to type of illumination. J. exp. Biol. **9**, 339—350.

BUSS, I. O. (1961): Some observations on food habits and behaviour of the African elephant. J. Wildl. Mgmt. **25**, 131—148.

BUSS, I. O., and SAVIDGE, J. M. (1966): Change in population number and reproduction rate of elephant in Uganda. J. Wildl. Mgmt. **30**, 791—809.

DAHME, E. (1962): Morphological changes in the vessel wall in spontaneous animal arteriosclerosis. J. Atheroscler. Res. **2**, 153—160.

DELOST, P. (1960): Nutrition et cycles endocriniens chez les mammifères sauvages nonhibernants. Annls. Nutr. Aliment. **14**, 53—109.

— (1962): Seasonal endocrine cycles of wild mammals and their causes in nature in France. Proc. 1st Int. Conf. on Wildl. Dis., New York.

ERRINGTON, P. L. (1957): Of population cycles and unknowns. Cold Spring Harbor Symposium.

FIENNES, R. (1964): Man, Nature and Disease. London: Weidenfeld.

— (1965): Atherosclerosis in wild animals. In: Comparative Atherosclerosis. (Eds: J. C. Roberts and R. Straus) 113—126. New York: Harper and Row.

FINLAYSON, R. (1965): Spontaneous arterial disease in exotic animals. J. Zool. **147**, 239—343.

GRESHAM, G. A., and HOWARD, A. N. (1963): Comparative histopathology of the atherosclerotic lesion. J. Atheroscler. Res. **3**, 161.

LINDSAY, S., and CHAIKOFF, I. L. (1963): Naturally occurring arteriosclerosis in animals: a comparison with experimentally induced lesions. Atherosclerosis and its Origin, 349—457. (Eds: M. Sandler and G. H. Bourne). New York: Acad. Press.

MILLER, M. R. (1948): The seasonal histological changes occurring in the ovary, corpus luteum and testis of the viviparous lizard *Xantusia vigilis*. Univ. Calif. Publs. Zool. **47**, 197—223.

PHILLIPS, J. (1959): Agriculture and Ecology in Africa. London: Faber.

PRIOR, R. (1965): Living with Deer. Survival Book Series No. 3. London: André Deutsch.

REUSCH, R. (1954): History of East Africa. Stuttgart: Evangel. Missionsverlag.

RILEY, G. M. (1936): Light regulation of sexual activity in the male sparrow *(Passer domesticus)* Proc. Soc. exp. Biol. Med. **34**, 331—332.

— (1937): Experimental studies of spermatogenesis in the house sparrow, *Passer domesticus* (Linnaeus). Anat. Rec. **67**, 327—351.

ROWAN, W. (1932): Experiments in bird migration. 3. The effects of artificial light, castration and certain extracts on the autumn movements of the American crow *(Corvus brachyrhynchos)*. Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A. **18**, 639—654.

— (1938): Light and seasonal reproduction in animals. Biol. Rev. **13**, 374—402.

SHELDRICK, DAPHNE (1966): The Orphans of Tsavo. London: Collins.

SIKES, S. K. (1966 a): The African elephant *Loxodonta africana:* a field method for the estimation of age. J. Zool. London **150**, 279—295.

— (1966 b): The African elephant: the background to its present-day ecological status in the Murchison Falls (Uganda) and Tsavo (Kenya) National Parks and environs. Rev. Zool. Bot. Afr. **74**, 255—272.

— (1968): Observations on the internal structure of the aorta in East African mammals, with

particular reference to the klipspringer, gerenuk, and hippopotamus. Z. Säugetierkunde **33**, 27—42.
— (in press): Observations on the ecology of arterial disease in the African elephant *(Loxodonta africana)* in Kenya und Uganda. Comparative Nutrition in Wild Animals (Ed: M. A. Crawford), Symp. Zool. Soc. No. **21**. London: Academic Press.
Southwood, T. R. E. (1966): Ecological Methods. London: Butler & Tanner.
Spurr, S. H. (1964): Forest Ecology. New York: Ronald Press.
Thorp, J. M. (1963): Effects of seasonal variation on lipid metabolism in animals and man. The Control of Lipid Metabolism. (Ed. J. K. Grant). London: Academic Press.

Authors address: Dr. Sylvia K. Sikes, Canadian Wildlife Service, Edmonton, Alberta, Canada

Das Selbstbespeicheln des Igels, *Erinaceus europaeus* Linné, 1758, steht in Beziehung zur Funktion des Jacobsonschen Organes

Von Walter Poduschka und Wilhelm Firbas

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Wien – Vorstand: Prof. DDr. Heinrich Hayek

Eingang des Ms. 7. 4. 1967

Über das Selbstbespeicheln von Igeln wurde schon viel geschrieben, da diese Tätigkeit sehr bemerkenswert ist und bisher noch von keinem anderen Tier mit Ausnahme des Igeltanreks, *Echinops telfairi* (Eibl-Eibesfeldt 1965 und 1966, Gould & Eisenberg 1966) bekannt wurde. Hier soll im folgenden eine Deutung dieses Verhaltens dargelegt werden. Der eine der beiden Verfasser (Poduschka 1967) untersuchte das Verhalten von Igeln, und zwar von mittel- und osteuropäischen Angehörigen der Rasse *Erinaceus europaeus roumanicus,* ist für die entsprechenden Kapitel dieser Arbeit verantwortlich und wurde auf das Organum vomeronasale Jacobsoni aufmerksam, dessen Untersuchung beim Igel von dem anderen Verfasser durchgeführt wurde.

Problemstellung und bisherige Deutungsversuche

Jeder Igelbeobachter hat schon bemerkt, daß ein Igel nach Beschnuppern oder Bekauen von bestimmten Gegenständen, jedoch auch — was besonders hervorzuheben ist — beim Einatmen gewisser Gerüche nach einer kurzen Weile den Kopf waagerecht hält, durch kauende Bewegung der Kiefer schaumigen Speichel im Maul erzeugt und diesen dann nach kurzer Zeit an den Stacheln der Seiten, des Rückens oder des Nackens, bzw. an den Seitenhaaren — seltener an denen der Brust — mit Hilfe der Zunge absetzt. Der einmal gewählte Fleck am eigenen Körper wird während eines einzelnen Bespeichelaktes nie gewechselt, folgt jedoch ein neuerliches Einspeicheln, wird eine andere Stelle am Stachelbalg oder auf den Haaren gewählt. Im Falle des Bekauens eines Gegenstandes färbt sich der schaumige Speichel meist nach der Farbabgabe des zerkauten Objektes[1]. Eine zufriedenstellende Erklärung des merkwürdigen Vorganges ist noch nicht be-

[1] Hier gibt es indessen auch Ausnahmen. So pflegen zwei meiner Igel eine auf dem Boden meines Arbeitszimmers liegende schwarzbraune Wildschweindecke zu bekauen und sich dann mit blendendweißer Speichelmasse zu beschmieren.

kannt, obwohl schon die verschiedensten Vermutungen niedergelegt wurden. Nachdem Lissmann schon 1933 geschrieben hatte „. . . es braucht wohl nicht besonders betont zu werden, daß wie wohl bei allen Mammaliern, durch Gustorezeptoren in der Mundhöhle die Nahrung auf ihre Eignung hin, kontrolliert wird", hätte sich eigentlich schon lange die Frage anbieten sollen, welche „Gustorezeptoren" wohl einem Igel zur Verfügung stünden. Es ist durchaus nicht selbstverständlich, daß ein Tier mit denselben Sinnesorganen wie der Mensch versehen ist, bzw. daß diese genau dieselben oder auch nur ähnliche Funktionen und Möglichkeiten haben.

Bisher wurden etwa die folgenden Meinungen und Überlegungen über das Selbstbespeicheln von Igeln veröffentlicht:

Nach Eisentraut (1953) wurde das Einspeicheln bisher vom *Erinaceus europaeus, Erinaceus roumanicus, Erinaceus (Aethechinus) algirus, Paraechinus aethiopicus deserti* Loche, *Hemiechinus auritus* und vom *Hemiechinus auritus persicus* Satunin beobachtet. Auf p. 52 seiner Ausführungen finden sich indessen einige Zeilen, die ich nicht unwidersprochen lassen kann: „Niemals glückte es, die betreffende Reaktion durch Vorlegen von Duft- oder Geschmacksstoffen der verschiedensten Art auf Wunsch auszulösen. Offenbar müssen sich die Igel in einer bestimmten Stimmung befinden, die, abgesehen von einer inneren Erregung, eine weitgehende Vertrautheit mit einer Umgebung und Unbekümmertheit gegenüber anderen Umweltreizen voraussetzt." Dazu wäre zu sagen, daß ich bisher fast jederzeit in der Lage war, meinen Versuchstieren gewisse Stoffe, wie etwa bestimmte Hautcremes, Tabak-Asche, Zigarettenstummel, Estragonblätter etc. (meist Stoffe, die terpenige Öle in schwacher Konzentration enthalten[2]) vorzulegen und prompt die gewünschte Reaktion, das Selbstbespeicheln, zu erzielen. Selbstverständlich ist es sehr leicht, den Vorgang fotografisch festzuhalten, was auch schon Herter verschiedentlich durch Veröffentlichung entsprechender Bilder nachwies.

Ich glaube deshalb weder, daß ein Igel dazu in einer „bestimmten Stimmung" sein müsse, noch daß eine gewisse innere Erregung Voraussetzung ist, wie dies Eisentraut annimmt. Allerdings läuft der ganze Vorgang der Selbstbespeichelung in einem verhältnismäßig drängenden und intensiven Tempo ab, was zwar keineswegs befremdet, wenn man zu beobachten gewohnt ist, wie geradezu explosiv sich ein Igel manchmal in gewisse Tätigkeiten stürzt, obwohl man eher eine behäbige Art von ihm erwarten möchte, was aber andrerseits darauf hinweist, daß eine bestimmte Sinnesfunktion oder ein Zweck die Ursache sein muß. Ich räume natürlich gerne ein, daß es schwierig ist, einen noch scheuen Frischfang zum Bespeicheln zu bringen, doch kann man mit einem solchen Tier im Anfang überhaupt noch nicht viel anfangen, weil es ganz einfach noch viel zu vorsichtig ist und einer ihm neuen Umwelt gegenüber alles andere als Vertrautheit und Unbekümmertheit an den Tag legt. Ebenso bildet die Zeit knapp vor dem Eintreten des Winterschlafes, in welcher Igel apathisch werden, eine Ausnahme. Igel bewegen sich zu dieser Zeit nur mehr langsam, reagieren auf Geräusche und andere Umweltvorgänge in immer geringer werdendem Maße und lassen ganz allgemein ein deutliches Zurückgehen der sensorischen und motorischen Lebensfunktionen erkennen.

Lindemanns Feststellung (1951, p 233), daß der Igel „. . . schaumartigen Speichel . . . nie auf die behaarten Körperteile schleudert . . .", muß ich nach oftmaligen Beobachtungen als unrichtig zurückweisen. Ebenso verallgemeinernd und ungenau ist seine Bemerkung „. . . es sind durchwegs fremdartig riechende und schmeckende, *nie* als Nahrung angenommene Stoffe . . .", die ihn zum Bespeicheln reizen. Ein Igel wird sich in Wahrheit einerseits bei einem ihm noch neuen Nahrungsmittel, das er später even-

[2] Lindemann (1951) verwendete Terpentin als Verwitterungsmittel, dessen Wirksamkeit dafür ich keineswegs anzweifeln möchte; doch habe ich festgestellt, daß alle meine Igel für solche Stoffe, die schwach terpenige Gerüche oder Geschmäcke hatten, eine große Leidenschaft zeigten und sich nachher regelmäßig einspeichelten. Natürlich entwickelten diese Gegenstände oder Substanzen einen ungleich weniger durchdringenden Geruch als reines Terpentin.

tuell sein ganzes Leben lang mit Wohlbehagen ißt, erstmalig sehr wohl bespeicheln, sofern es einen ihm neuen und untersuchungswerten Geruch oder Geschmack besitzt; andrerseits gibt es aber auch gewisse Stoffe — wie der schon erwähnte Tabak in jedem Zustand oder gewisse Cremes —, die ihn immer wieder zum Bespeicheln reizen, auch wenn er sie schon lange kennt. Ebenso bespeichelt sich ein Igel häufig nach dem Verzehren von Estragon- oder Rosmarinblättern, für die er Zeit seines Lebens ein gewisses Faible behalten kann.

Der hier und da auftauchende Erklärungsversuch, wonach der Igel mit dem Speichel seinen Eigengeruch überdecken wollte, erscheint mir unwahrscheinlich, da der Speichel sehr oft nur ganz schwach riecht bzw. für uns geruchlos erscheint und den besonders in der Brunftzeit ziemlich durchdringenden Eigengeruch männlicher Igel nie überdecken kann. Hauptsächlich wird diese Erklärung aber dadurch ad absurdum geführt, daß zur Auslösung des Vorganges ein vorausgegangener Geruchs- oder Geschmackseindruck nötig ist.

Gegen eine andere Vermutung, nach der ein Igel mittels seinem zuerst auf die eigenen Stacheln geschmierten Speichel Markierungen setzen würde, wäre einzuwenden, daß es ziemlich sinnlos erscheint, Markierungen zu setzen, die jeweils nach einem soeben bekauten Gegenstand der verschiedenartigsten Konsistenz riechen und somit niemals eine wirksame Markierung abgeben können, deren wichtigstes Charakteristikum es ist, eine ganz bestimmte und immer gleichbleibende Wahrnehmung bei anderen Tieren auszulösen. Beispielsweise wurde von allen Autoren das Bespeicheln nach dem Zerkauen von Zigarren- oder Zigarettenstummeln hervorgehoben — es erscheint aber absurd, würde man nach obiger Vermutung annehmen, daß ein Igel Markierungen mit Tabakduft setzen wollte! Außerdem wäre es doch recht merkwürdig und biologisch sinnlos, daß die „Markierungsflüssigkeit" zuerst auf die Stacheln und erst von dort auf die zu markierende Stelle abgestreift würde.

Dimelow (1963) schreibt, daß der Igel „. . . might lave itself and comb its spines at any time . . . a hedgehog would not often run very far before he started washing himself . . . Firstly the hedgehog whipped up his saliva into a foaming froth inside his mouth and then he licked the foam on the soft fur on the undersurface or the spines of the back . . .". Daß sich ein Igel mit dem Speichel waschen würde, ist natürlich glatter Unsinn, da ein auf die Spitze der Stacheln geschmierter Speichel gewiß keine reinigende Funktion übernehmen kann. Dimelow hat aber wenigstens insofern recht, als er schreibt, daß der Igel den Speichel auf seine Seite oder den Rücken *leckt.* Hier hat sich in der deutschsprachigen Literatur über den Igel leider ein falscher Ausdruck eingeschlichen, der kritiklos von verschiedenen Autoren wiederholt wird (Herter, Lindemann, Kirchshofer), die alle vom „Selbstbespucken" schreiben. Dies ist eine irreführende Ausdrucksweise, denn unter Spucken versteht man richtig jene Tätigkeit, die eine im Mund oder auf den Lippen befindliche Materie durch eine plötzliche Öffnung der gespitzten Lippen und einer Bewegung der Zunge explosiv — eventuell auch, aber nicht notwendig, zusätzlich durch gestaute und plötzlich losgelassene Luft — wegschleudert. Der Igel jedoch befördert den Speichel mit langen Zungenschlägen aus seinem Mund heraus, d. h., er leckt ihn heraus, er deponiert ihn ausschließlich mittels der Zunge an seinem Körper (Abb. 1). Der Ausdruck „spucken" ist hier unrichtig, ich ziehe deshalb das Wort „bespeicheln" vor. Stein (1929) wendet die richtige Ausdrucksweise an, wenn auch seine folgernde Vermutung ähnlich wie die Dimelows sicherlich anzuzweifeln ist. Er schreibt: „. . . unterbrach seine Tätigkeit von Zeit zu Zeit, um Seiten und Nakkenpartie seines Stachelkleides mit gelblichem, schaumigem Speichel zu bespritzen. Dabei wurde die Zunge deutlich vorgeschnellt, wohl um dem Speichel die gewünschte Richtung und Flugkraft zu geben. Vielleicht ist dieses Einspeicheln ein regelmäßig angewandtes Reinigungsverfahren."

Mir sind noch weitere Deutungen des Vorganges bekannt, wie etwa, daß der Igel

mit dem Speichel sein Stachelkleid vergifte, daß er damit Ektoparasiten vertreibe, daß er seinen Stacheln dadurch einen üblen Geruch verleihen und Feinde abschrecken könnte, etc. Ich halte in Übereinstimmung mit EISENTRAUT (1953) alle diese Deutungsversuche für falsch, da sie m. E. nach simpelsten Überlegungen derart leicht zu widerlegen sind, daß es nicht lohnt, sich länger damit zu befassen.



Abb. 1. Männlicher Igel beim Selbstbespeicheln. Die weit herausgestreckte Zunge, die den Speichel auf den Seitenstacheln deponiert, ist deutlich zu sehen

SIMMONS (1966) hat in einer Arbeit über das Einemsen von Vögeln am Rande bemerkt, daß ein Einspeicheln auch von Kapuzineraffen *(Cebus apella* und *Cebus fatuellus)* beobachtet werden kann, jedoch nur dann, wenn die Tiere Zwiebel zu sich genommen haben. Dabei wird der Speichel mit Hilfe aller vier Hände und des Schwanzes über den ganzen Körper verteilt. Ich kann mir dazu keinen Kommentar erlauben, finde die Tatsache aber interessant und weiterer Beobachtung würdig. Bezüglich des Einemsens der Vögel ist SIMMONS der Meinung, daß es mit der Federpflege zu tun hat, welche Deutung die (unbewiesene) Vermutung EISENTRAUTS (1953), nach der das Einemsen als eine Parallele zum Bespeicheln der Igel anzusehen wäre, hinfällig machen würde.

LINDEMANNS (1951) interessante Feststellung, daß Igel nach einem Selbstbespeicheln großen Appetit zeigen, was er sogar dazu ausnutzte, schwache Esser durch eine „Spuckkur“ (Veranlassen zum mehrmaligen Bespeicheln) zu verstärkter Nahrungsaufnahme zu bringen, konnte ich leider nie selbst beobachten, könnte es mir u. U. aber vielleicht dadurch erklären, daß der neuartige Sinneseindruck, der das Bespeicheln hervorgerufen hatte, nun wieder durch einen gewohnten, durch Essen vertrauter Nahrung gewonnenen, ausgelöscht werden soll.

HERTERS Meinung, daß einem Igel die Berührung mit den Reizstoffen Unlust bereitet, muß ich widersprechen. Dies ist wohl nur bei bestimmten Stoffen der Fall, deren Geruch-Geschmack vielleicht eine beizende oder sogar schmerzende Wirkung im betroffenen Sinnesepithel auslöst. Zigarettenstummel, konzentrierter Zigarettenrauch, Asche, Estragon- oder Rosmarinblättchen, Leder, Speckschwarten, verschwitzte menschliche Körperstellen wie etwa Achselhöhlen oder menschlicher Haarboden, Felle, Hautcremes, mit Trockenschaum gereinigte Polster etc. werden freiwillig eifrig bekaut oder eingeatmet, ebenso wie Nahrungsmittel, die dem Igel zum ersten Mal vorgesetzt werden wie etwa Hackfleisch, mit Lebertran versetzte Hundeflocken etc. Wenn es irgend geht, wird der Vorgang des Bekauens und anschließenden Einspeichelns mehrere Male wiederholt — wie ja HERTER selbst beschreibt und sich damit eigentlich selbst widerspricht.

Im Gegensatz zu EISENTRAUT (1953) bin ich aber absolut nicht der Ansicht, daß das Bespeicheln „lustbetont“ sei und mit dem Geschlechtsleben zu tun habe, es sei denn, man würde den Ausdruck „lustbetont“ im Sinne LORENZ’ verwenden, der damit jede Instinkthandlung verbindet. EISENTRAUT räumt ja selbst ein, daß es schon von ganz jungen, nur wenige Tage alten Igeln ausgeführt würde, was man durchaus nicht als

Sexualverhalten ansehen kann[3]. Wohl hat Eisentraut (ebenso wie ich und wohl auch andere) Igel-♂♂ nach einem Kopulationsversuch, anschließend an das dabei übliche Beknabbern der Rückenstacheln des ♀ beim Bespeicheln beobachtet, da dies aber immer am stärksten am Anfang der Begegnung, nach dem ersten Besteigversuch, stattfindet und besonders dann, wenn ein noch nicht zeugungsfähiger Jungigel ein ♀ besteigen will (wobei es natürlich zu keiner Copulatio kommt), läßt dies doch in erster Linie annehmen, daß der anregende oder neue Geruch des ♀ zwar diese Reaktion hervorruft, daß es sich dabei jedoch absolut nicht ausschließlich um ein Sexualverhalten handelt. Endlich spricht noch dagegen, daß man einen nicht mehr allzu scheuen Igel jederzeit zum Selbstbespeicheln bringen kann, wobei ich noch erwähnen möchte, daß ich es bei jungen oder heranwachsenden Igeln häufiger beobachten konnte als bei erwachsenen. Dies legt die Vermutung nahe, daß das Bespeicheln zumeist mit einer Prüfung von neuen und noch nicht gewohnten Sinneseindrücken in Verbindung zu bringen ist.

All die angeführten Deutungsversuche und Erklärungen dringen indessen nicht zur Kernfrage des Problems vor, nämlich der Tatsache, daß ein Igel sowohl auf gasförmige Reize wie auf Geschmackseindrücke völlig gleich, durch das Selbstbespeicheln, reagiert. Es war mir seit langem klar, daß die Erklärung dafür auf einer ganz anderen Ebene zu suchen sein müßte. Es ist zumindest sicher, daß das Selbstbespeicheln eine angeborene Verhaltensweise ist, die sich bei vielen, wahrscheinlich bei allen Angehörigen der Familie Erinaceidae findet. Die schon erwähnten Hinweise auf eine ähnliche Verhaltensweise bei *Echinops telfairi*, also einem Angehörigen der Familie Tenrecidae, würden ebenfalls darauf hindeuten, daß es sich um ein stammesgeschichtlich sehr altes Verhalten handelt. Dieses hohe Alter und das einheitliche Vorkommen in einer ganzen Verwandtschaftsgruppe dürfen als Bekräftigung der Annahme dienen, daß wir es mit einem biologisch bedeutungsvollen und irgendwie im Dienste der Arterhaltung stehenden Phänomen zu tun haben. Nach mehrjährigen Beobachtungen, zahlreichen fotografischen Aufzeichnungen und möglichst unvoreingenommenen Überlegungen kam ich zu dem Schluß, daß sich die beim Menschen getrennten Sinneseindrücke Geruch und Geschmack beim Igel zwar nicht immer, aber doch unter bestimmten Umständen zu überlappen scheinen. Hier bot sich nun der Begriff des Flehmens als Ausgangspunkt für weitere Überlegungen an.

Haltenorth (1957) definiert das Flehmen wie folgt: „. . . eine bei Säugern weitverbreitete Rümpfgebärde auf stark reizende Gerüche und Geschmäcke, die ihren Ursprung wohl im Geschlechtsleben hat. Sie besteht in einem starken Anheben der Oberlippe, Nasekrausen (manchmal auch Zungestrecken) bei starrer Körperhaltung und Hochreckung des Kopfes.“ Dieses Flehmen kann auch beim Igel beobachtet werden (Abb. 2), doch trifft für ihn die obige Definition nur teilweise zu. Nach Knappe (1964) spielt beim Flehmen verschiedener Säuger (Huftiere, Hauskatze) das Jacobsonsche Organ eine Rolle, Flehmen hängt nach ihm aber nicht unbedingt mit sexuellen Verhaltensweisen zusammen. Beim Igel und wohl auch beim Igeltanrek scheint die Verwendung des Jacobsonschen Organs als Sinnesorgan mit der Erzeugung schaumig gekauten Speichels in Zusammenhang zu stehen.

Lorenz (1937) schreibt: „Auch wenn wir von einer komplexen Erscheinung tierischen oder menschlichen Verhaltens noch keine Ahnung haben, wie sich die Dinge physiologisch oder gar erst in weiterer Hinsicht chemisch-physikalisch verhalten, sind wir der Verpflichtung nicht enthoben, den betreffenden Vorgang zu beobachten, zu

[3] Ich konnte es bisher leider bei ganz jungen Tieren noch nie selbst beobachten, sondern erst bei Jungtieren sehen, die etwas über drei Wochen alt waren. Ich möchte aber darauf hinweisen, daß auch neugeborene Igel schon nach wenigen Stunden sehr wohl in der Lage sind, den Kopf zu heben und seitlich caudal zu wenden, welcher Bewegungsablauf etwa dem des Selbstbespeicheln entspricht. Diese Bewegung könnte vielleicht Anlaß gegeben haben, an ein Bespeicheln bei ganz jungen Tieren zu denken.



Abb. 2. Sieben Monate altes ♀ beim Flehmen. Nase und Oberlippe sind hochgezogen, so daß die Luft ungehindert in die Mundhöhle eindringen kann

beschreiben und seine Analyse so weit vorzutreiben, wie es uns eben möglich ist." Es mag daher berechtigt erscheinen, nach so häufiger Beobachtung des Selbstbespeichelns, die anatomischen Eigenheiten des JACOBSONschen Organes des Igels zu betrachten. Danach kann vielleicht um so eher der Zusammenhang zwischen dem in dieser Hinsicht unbeachtet gebliebenen Organ und dieser eigenartigen Verhaltungsweise bestätigt werden.

Zur Anatomie des Jacobsonschen Organes beim Igel

Das JACOBSONsche Organ (JO) wird als spezialisierter Teil des olfaktorischen Systems der Wirbeltiere aufgefaßt (ROMER 1966). Es ist bei Amphibien, Reptilien und Mammaliern ausgebildet. Bei den Säugern ist es ein am Boden der Nasenhöhle (daher auch als Nasenbodenorgan bezeichnet) beiderseits der Nasenscheidewand (Vomer) gelegenes, aboral blind endigendes, schlauchförmiges Gebilde, das von einer Scheide hyalinen Knorpels (Cartilago vomeronasalis oder paraseptalis) umgeben wird. Am vorderen, oralen Teil steht der Schlauch des Organes entweder mit der übrigen Nasenhöhle in Verbindung oder er mündet in den Ductus nasopalatinus (Stensonscher Gang). Diese Stensonschen Gänge führen von der linken und rechten Nasenhöhle zur Papilla incisiva am Gaumen, wo beide gemeinsam oder, meistens, getrennt ausmünden. Das JO steht in diesem Fall mit der Mundhöhle in Verbindung. Das JO kann aber auch sowohl mit der Nasenhöhle als auch über den Ductus nasopalatinus mit der Mundhöhle verbunden sein. Bei manchen Säugern ist das Organ nur embryonal gut entwickelt (z. B. Mensch und übrige Primaten). Das Organ wurde erstmals genauer 1811 von JACOBSON beschrieben. Seither befaßte sich eine Fülle von Arbeiten mit diesem Gebilde. Eine ausführliche Bibliographie findet sich bei PEARLMAN (1934).

Die feinere Ausgestaltung des Organes läßt sich nach den Angaben aus der Literatur kurz folgendermaßen beschreiben: Das Epithel, das den Schlauch auskleidet, ist an der medialen Seite ein Sinnesepithel, an der lateralen ein Respirationsepithel. Man findet also sowohl Flimmerzellen als auch Riechzellen mit den dazugehörigen Stützzellen

(MATTHES 1934 und READ 1908). In der Umgebung des Organes finden sich im Bindegewebe zwischen Knorpelscheide und Organ zahlreiche weite Venen in Art eines Schwellkörpers. Diese Gefäße sind meist lateral vom Organ gelegen. Oberhalb des Organes liegen reichlich seröse Drüsen, die in den Schlauch des JO einmünden. Die Innervation des Organes erfolgt in erster Linie durch einen größeren Ast der Fila olfactoria, der als Nervus vomeronasalis bezeichnet wird. Dieser Nerv führt aber nicht zum Bulbus olfactorius, sondern endet knapp daneben am Bulbus olfactorius accessorius (Nebenbulbus) (STEPHAN 1965). Die in der Nähe des Organes gefundenen Äste des Nervus maxillaris und des Nervus terminalis scheinen in keiner direkten Beziehung zum Organ zu stehen. Es wird beschrieben, daß auch Teile der eigentlichen Fila olfactoria vom Organ ausgehen (ARIENS KAPPERS 1936).

Über die Funktion des JO werden die verschiedensten Ansichten kundgetan. Von der Auffassung als reinem Sekretionsorgan (JACOBSON 1811) reichen die Meinungen zum Präzisionsgeruchsorgan (BROMAN 1920) und zum Organ für „Nachgerüche" (NEGUS 1956). Meistens werden die Deutungen von BROMAN wiederholt: für Amphibien ein Wassergeruchsorgan, für landlebende Wirbeltiere ein Mundgeruchsorgan oder ein Spürorgan[4] oder beides. Für die Perzeption von Geruchsreizen aus dem Mundbereich muß das Organ wohl durch den Stensonschen Gang direkt mit der Mundhöhle in Verbindung stehen. Gibt es keine Verbindung zur Mundhöhle (z. B. Huftiere), dann könnte das JO in erster Linie als Spürorgan dienen. Meistens wird gefordert, daß die Geruchsreize über ein flüssiges Medium an die Sinneszellen des JO herangebracht werden. Die Zirkulation von Luft scheint ja durch Lage und Mündungsverhältnisse des Organes erschwert zu sein. BROMAN und KERKHOFF wiesen meistens (bzw. beim Pferd ausschließlich) seröse Flüssigkeit als Inhalt des JO nach. NEGUS (1956) allerdings leugnet die Rolle von Flüssigkeit als Transportmittel für Geruchsreize; nach ihm dringt nur Luft in das Organ ein. Dem könnte immerhin die Anwesenheit von Flimmerzellen und serösen Drüsen entgegengehalten werden; beide könnten dem Abtransport der Geruchsstoffe tragenden Flüssigkeit dienen. Dem Schwellgewebe in der Umgebung des Organes wird eine Pumpfunktion zugeschrieben. Auspressung von Flüssigkeit bei Erhöhung des Blutdruckes, Einsaugung bei Erniedrigung desselben wurde von HAMLIN (1929) nach experimentellen Befunden am Kaninchen beschrieben. Von ADRIAN (1954) wurden beim Kaninchen vom Vomeronasalnerv und vom Nebenbulbus ähnliche Aktionspotentiale abgeleitet, allerdings waren sie nur nachzuweisen bei leichtem Druck auf das JO. Diese Versuche geben daher keinen Aufschluß über die Funktion des Organes. Bei Schlangen werden die mit Duftstoffen beladenen Zungenspitzen in die beiden JO gesteckt und damit der Geruch des vorher mit der Zungenspitze berührten Gegenstandes kontrolliert (angedeutet von BROMAN, experimentell bestätigt von KAHMANN 1932).

Nun zum JACOBSONschen Organ des Igels: Das Vorkommen des JO beim Igel wurde schon von HARVEY (1882) beschrieben. Zur Überprüfung und Ergänzung seiner Befunde wurden die Nasenhöhlen eines adulten und zweier neugeborener Exemplare von *Erinaceus europaeus roumanicus* untersucht. Es wurden Serienfrontalschnitte an-

[4] Unter »spüren« versteht man in der Umgangs-, vor allem aber in der Waidmannssprache einmal allgemein das Verfolgen von Spuren jeder Art und spezieller die optische Verfolgung von Trittspuren. Da ein gleich eindeutiger und präziser terminus technicus wie z. B. „riechen" für Sinneswahrnehmungen durch die Nase nicht existiert, möchten wir hier „spüren" in ähnlich spezifischer Form für die Wahrnehmungen des JO verwenden. Der Ausdruck „wittern", der sich zunächst anzubieten scheint, erweist sich bei genauerer Prüfung nämlich ebenfalls als ungeeignet, wird er doch teilweise als reines Synonym für „riechen" verwendet, teilweise aber auch für die Wahrnehmungen der Nasen- und Jacobsonschen Organe und teilweise sogar der Geschmacksorgane gemeinsam gebraucht. Die Wahl des Wortes „spüren" wird überdies noch durch den Umstand nahegebracht, daß BROMAN, einer der ersten gründlichen Bearbeiter des JO, von diesem bereits in ganz analoger Weise als „Spürorgan" geschrieben hat.

gefertigt und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt. Von einer Serie wurde ein Modell nach PLATZER und MAURER (1965) konstruiert und danach eine Zeichnung angefertigt (siehe Abbildung 3). Außerdem wurden einige Schnittserien von *Erinaceus*-Embryonen aus der Sammlung HOCHSTETTER des Anatomischen Institutes durchgesehen. Die Embryonen hatten eine Steißscheitellänge von 8,5; 11,0; 11,5; 15,4 und 19,3 mm.

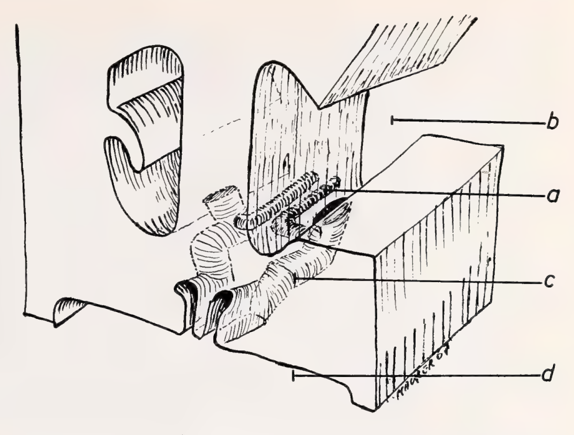


Abb. 3. Übersicht des Zusammenhangs des JO mit Mund- und Nasenhöhle — a = JO, b = Nasenhöhle, c = Ductus nasopalatinus, d = Mundhöhle

Das im vordersten Abschnitt der Nasenhöhle gelegene Organ steht in einer Vertiefung des Nasenhöhlenbodens, in die der Ductus nasopalatinus einmündet, sowohl mit der Nasenhöhle als auch mit dem Ductus nasopalatinus und damit mit der Mundhöhle in Verbindung. Die Ductus nasopalatini münden neben der deutlich ausgebildeten Papilla incisiva mit länglich, schlitzförmigen Öffnungen. Der Verlauf der Stensonschen Gänge ist nach hinten konvex. In ihrem Aufwärtsverlauf divergieren sie nach lateral. Wo die Gänge in den hier vertieften Nasenhöhlenboden münden, geht nach medial das JO ab. Es erscheint am Frontalschnitt als Aussackung (Abbildung 4), schon knapp dahinter schließt sich das Organ zu einem Schlauch von ovalem Querschnitt (Abbildung 5). Beim Neugeborenen ist die Lichtung des Organes noch relativ eng, beim erwachsenen Igel ist sie weit (Abbildung 6) und nur von lateral etwas eingeengt. Im Ver-

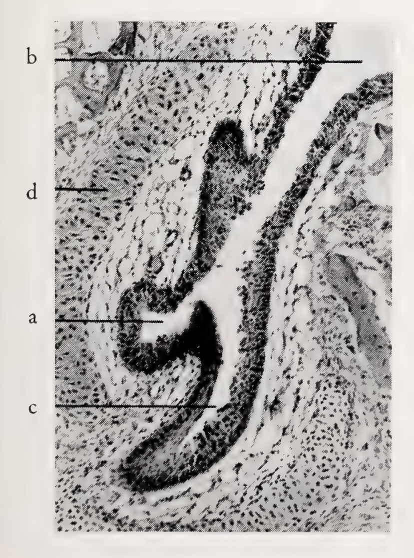


Abb. 4. Frontalschnitt durch die Nasenhöhle — a = Beginn des JO, b = Nasenhöhle, c = Ductus nasopalatinus, d = Cartilago paraseptalis (Neonatus)

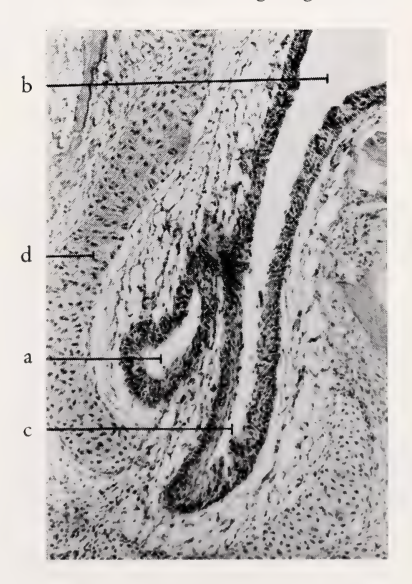


Abb. 5. Frontalschnitt etwas weiter hinten, Bezeichnungen wie in Abb. 4

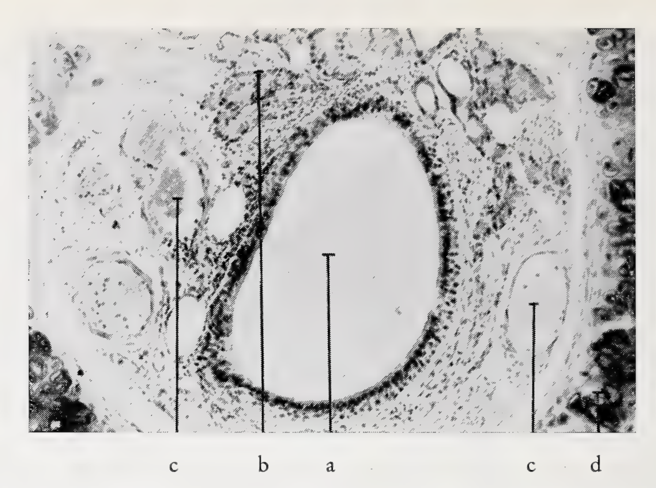


Abb. 6. Frontalschnitt durch das JO eines adulten Igels — a = Lichtung des JO, b = seröse Drüsen, c = Venen, d = Cartilago paraseptalis

gleich zu anderen Säugern erscheint das Lumen weit, das zeigt sich im Vergleich zu Abbildungen von Nagern (NEGUS) und vom Pferd (KERKHOFF). Beim kleinsten untersuchten Embryo, bei dem noch kein sekundärer Gaumen gebildet ist, findet sich schon die Anlage des JO. Der Ductus nasopalatinus besitzt geschichtetes Plattenepithel, solches findet sich auch noch an seiner Mündungsstelle im Nasenhöhlenboden und am Beginn des JO (Abbildung 7). Gleich nach dem Beginn des JO findet sich hochprismatisches Epithel. Über das Epithel des JO können auf Grund des Erhaltungszustandes weiter keine Aussagen gemacht werden. Bei den Embryonen und beim Neonatus ist die Epithelschicht des JO an der medialen Seite höher, beim Erwachsenen insgesamt am oralen Teil des Organes. Das Organ ist beim Igel von einer Knorpelschale (Cartilago paraseptalis) umgeben. Am oralen Teil des Organes ist der Knorpel fast ringförmig geschlossen, nach hinten zu bildet er eine nach oben lateral zu offene Rinne.

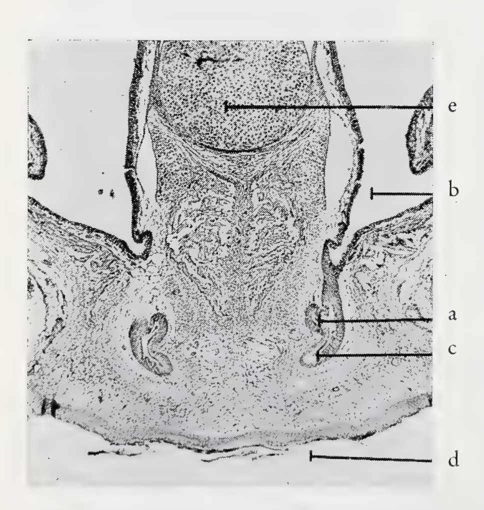


Abb. 7. Frontalschnitt durch Nasenhöhle (Übersicht, Neonatus). Bezeichnungen wie in Abb. 3, e = Nasenseptum

In dieser Knorpelrinne liegt das Organ eingebettet in lockeres Bindegewebe. Darin finden sich reichlich Gefäße, neben kleinen Arterien vor allem weite Venen. Allerdings finden sich diese venösen Bluträume nicht nur lateral vom Organ, wie bei anderen Säugetieren beschrieben wurde, sondern auch medial davon. Schon beim Neugeborenen sind vereinzelt solche Bluträume zu sehen. Seröse Drüsen liegen oberhalb des Organs, und zwar vor allem im aboralen Teil, und münden von oben her in den Schlauch des JO ein. Daß die Drüsen vorzüglich im hinteren, blind endigenden Teil des Organes liegen, scheint zu bestätigen, daß sie von aboral das Organ ausspülen können. Beim Neugeborenen sind die Drüsen des JO im Vergleich zu den Drüsen der übrigen Nasenschleimhaut noch kaum entwickelt. Ebenfalls von oben her gelangen Nerven an das

Organ heran, sowohl medial als auch lateral findet sich Nervenmaterial. Wie andere basale Insectivoren besitzt *Erinaceus* einen recht gut entwickelten Nebenbulbus (STEPHAN 1965).

Der vorstehend referierte anatomisch-histologische Befund steht in gutem Einklang mit der biologischen Interpretation.

Zur funktionellen Analyse des Selbstbespeichelns

Zur genauen Analyse des Vorgangs des Selbstbespeichelns muß man ihn in zwei Teile zerlegen. Ungemein wichtig und merkwürdig ist die Tatsache, daß ein Igel sowohl auf Gerüche — also auf gasförmige Geruchsträger — als auch auf bestimmte Geschmackseindrücke völlig gleich, nämlich durch Schaumbildung des Speichels und anschließendes Bespeicheln reagiert. Wird der Igel durch einen ihn reizenden Geruch angeregt, schnuppert er die mit den Duftträgern beladene Luft ein, je nach Intensität des Reizes durch die Nasenlöcher oder durch die Mundhöhle, die bei seinem Flehmen (Abb. 2) durch Hochziehen der äußeren Nase und der Oberlippe (wie dies auch andere Säuger tun) geöffnet ist. Handelt es sich um einen festen Gegenstand, wird er beknabbert bzw. wird an ihm herumgekaut. Nach wenigen Augenblicken erfolgt dann das Waagerechthalten des Kopfes[5] und gleichzeitig die durch kauende Bewegung der Kiefer erzeugte Schaumbildung des Speichels, der dabei gegen die untere Öffnung des STENSONschen Ganges gedrückt bzw. in diesen teilweise eingebracht wird, wodurch die Sinnesrezeptoren im JACOBSONschen Organ in mehr oder weniger unmittelbare Berührung mit dem geschmacks- oder geruchsgesättigten Speichel kommen. Vermutlich arbeitet dabei auch die Zunge mit und übernimmt etwa die Funktion des Beutestückes der Schlangen, das während des Schlingaktes gegen das Organum Jacobsoni gedrückt wird und damit eine Reizaufnahme möglich macht.

Nun beginnt der zweite Teil des Vorganges. Sobald der Sinneseindruck von den entsprechenden Rezeptoren des Organum Jacobsoni, mit denen ein vermutlich kleiner Teil der nun in jedem Falle flüssigen Reizträger durch den STENSONschen Gang in Kontakt gebracht wurde, aufgenommen ist, beginnt sogleich die Reinigung der Mundhöhle und des Gaumens, die deswegen so prompt nach dem Schaumigkauen einsetzen muß, weil der mit Reizträgern gesättigte Speichel so schnell wie möglich wieder entfernt werden muß, um dem Organum Jacobsoni die Möglichkeit eines weiteren Geruch-Geschmack-Eindruckes zu geben. Dafür spricht, daß sich ein Igel beim Deponieren des Speichels durch nichts stören läßt und sich sogar durch eine zufällige oder von außen erzwungene Störung seines Gleichgewichts nicht unterbrechen läßt. (Abb. 8). Das von mir oftmals genau beobachtete Ausräumen der Mundhöhle bzw. Abschaben des Speichels vom gerippten Gaumen mit der Zunge sieht genauso aus, als wollte das Tier die Speichelmasse (dieser Ausdruck sei angesichts der Konsistenz des Schaumes gestattet) möglichst einfach und schnell wie mit einem Schaber oder einer Spachtel vom Gaumen entfernen. Der Speichel wird, wie man durch Zusehen von der Seite her leicht beobachten kann, vom gerippten harten Gaumen mit der Unterseite der Zunge abgestreift und unter manchmal leicht schnalzenden Geräuschen auf die Stacheln der Seiten oder des Rückens (bzw. auf die Haare der Seiten oder der Brust) abgestreift (Abb. 9). Das dabei entste-

[5] Ein dreijähriges ♂ hielt im Gegensatz zu allen meinen anderen Igeln den Kopf beim Erzeugen schaumigen Speichels nicht waagerecht, sondern senkrecht. Er brachte also den mit Geruchs- bzw. Geschmacksstoffen gesättigten Speichel in dieser Art zum Organum Jacobsoni, was vielleicht mit einer im Laufe seines Lebens veränderten physischen Beschaffenheit des Organs oder der Mündung des STENSONschen Ganges in der Rachenhöhle zusammenhängen mochte. Derselbe Igel, den ich seit seiner dritten Lebenswoche aufgezogen habe, hatte die Funktion während seiner ersten beiden Lebensjahre immer durchaus normal ausgeführt.



Abb. 8. Adultes ♀ beim Selbstbespeicheln. Das Tier wollte den Speichel in der Nähe der Schwanzwurzel auf dem Stachelbalg absetzen und verlor das Gleichgewicht, ließ sich jedoch davon nicht stören

hende Geräusch mag vielleicht dazu beigetragen haben, den (fälschlichen) Ausdruck „Spucken" zu gebrauchen.

Beim Igel könnte das Organum Jacobsoni sowohl als Spürorgan als auch als Mundgeruchsorgan fungieren, da ja das Organ über den STENSONschen Gang mit der Mundhöhle und auch direkt mit der Nasenhöhle in Verbindung steht. Wenn der Igel das JACOBSONsche Organ allein als Spürorgan verwenden will, könnte er die Öffnung des STENSONschen Ganges in die Mundhöhle sogar bei geöffnetem Maul mittels der Zunge abschließen. Vermutlich ist eine solche Abschließung aber beim Igel nicht nötig, da die genaue Untersuchung eines festen oder gasförmigen Reizes nur mit Hilfe des schaumig gekauten Speichels erfolgen kann. Beim normalen Spüren, d. h. Einsaugen der Luft durch die Nasenlöcher, wird der Speichel nicht zur Geruchsbestimmung benötigt, die gasförmigen Reizträger kommen durch die Nase direkt zum Riechepithel. Dabei dürften sie nur in sehr geringem Maße in das Organum Jacobsoni gelangen. Erscheint hingegen der aufgenommene gasförmige Reiz anregend genug, erfolgt ein Einsaugen in die Mundhöhle, Anreicherung des gekauten Speichels und Kontakt desselben mit den Sinnesrezeptoren des Organum Jacobsoni, indem der Speichel durch den Ductus nasopalatinus in das Organ gelangen kann.

Ich bin der Meinung, daß ein Igel ein gebrauchsfähiges JACOBSONsches Organ besitzt, wofür eventuell auch sprechen würde, daß er zu den als primitiv, oder besser, urtümlich angesehenen Insectivoren gehört. Bei ihm könnte sich also das alte Wassergeruchsorgan ebenso wie dessen Funktion sehr wohl besonders gut erhalten haben.

Abschließend fühle ich mich noch verpflichtet, ausdrücklich festzustellen, daß ich vorläufig noch keine brauchbare Antwort darauf gefunden habe, warum Igel die Speichelmasse an ihrem eigenen Körper und niemals an umliegende Gegenstände schmieren. Vielleicht soll die Zunge dabei nicht mit fremdartig riechenden Gegenständen in Berührung kommen, um den Geruchseindruck nicht zu komplizieren. Ich glaube indessen, daß der Versuch zur Beantwortung dieser, vermutlich nebensächlicheren Frage der Anlaß zu so vielen unbefriedigenden Deutungsversuchen wurde, da die entsprechenden Autoren augenscheinlich den Fragenkomplex von dieser (mir sekundär erscheinenden) Seite in Angriff genommen haben.



Abb. 9. Zeichnung eines adulten Igels von der Seite während des Abschabens des gerippten Gaumens mittels der Unterseite der Zungenspitze

Großen Dank schulden wir Herrn Dipl.-Ing. Dr. KURT BAUER (Naturhistorisches Museum Wien), und zwar sowohl für die Beschaffung von Literatur, die Diskussion der Beobachtungen und die kritische Durchsicht des Manuskripts. Er war es auch, der auf die möglichen Beziehungen zum Flehmen und auf die vermutliche Bedeutung des JACOBSONschen Organes (dessen besondere Entwicklung er auf Grund der großen Foramina im knöchernen Gaumen des Igelschädels vermutet hatte) hinwies und der uns zu dieser Gemeinschaftsarbeit zusammenbrachte.

Zusammenfassung

Igel zeigen das auffallende Verhalten der Selbstbespeichelung, nachdem sie einen sie besonders reizenden Geruchs- oder Geschmackseindruck aufgenommen haben. Diese Tätigkeit wurde beschrieben und der Versuch einer Analyse unternommen. Die bisherigen Deutungen wurden kritisch untersucht und sämtlich für unbefriedigend befunden, zumal sie immer nur von der Beschreibung des Vorganges ausgingen und nicht nach der Ursache fragten, die nicht nur auf dem verhaltenspsychologischen, sondern auch auf dem anatomischen Sektor zu suchen sein muß. Das von verschiedenen Säugern bekannte und nun auch beim Igel festgestellte Flehmen führte zum Befassen mit dem erstmalig von Jacobson (1811) beschriebenen Jacobsonschen Organ, das nun zum ersten Mal auch beim Igel genauer untersucht wurde, und zwar sowohl im Embryonalzustand als auch bei neugeborenen und bei erwachsenen Tieren. Diese Untersuchung ergab, daß das Organum vomeronasale Jacobsoni funktionstüchtig zu sein scheint und als zusätzliches Sinnesorgan dienen kann, sofern die Reize stark genug bzw. für den Igel untersuchenswert sind. Auf Grund dieser Feststellungen konnte eine Erklärung des Selbstbespeichelns gefunden werden, die von den anatomischen Gegebenheiten ausgehend den Ablauf des Verhaltens verständlich macht.

Summary

Having taken in certain smells or tastes, hedgehogs then anoint themselves. This peculiar behaviour was described and an analysis was made. The existing interpretations were examined and found unsatisfactory, since the behaviour alone was described with no reasons given, reasons which should be sought for not only on the ethological but also on the anatomical field. The "Flehmen", well known from several mammals and now noticed in the hedgehog too, led to the engagement with the Organum vomeronasale jacobsoni, described first by Jacobson (1811). For the first time the hedgehog's organum jacobsoni was examined, not only of embryos, but also of newborn and adult animals. This examination suggests that the organum jacobsoni is able to function and seems to be used as an additional organ of sense, if the irritating stimuli are strong enough and sufficiently interesting for the hedgehog. On account of these findings it was possible to find an explanation for the selfanointing, which proceeds from the anatomical facts and gives an understanding of this special behaviour.

Literatur

Adrian, E. D. (1954): Synchronized Discharges from the Organ of Jacobson. J. Physiol. (London). **126**, 28p—29p.

Ariens Kappers, C. U., Huber, G. C., and Crosby, G. C. (1936): The Comparative Anatomy of the Nervous System of Vertebrates, including Man. New York. Neudruck 1965.

Broman, Ivar (1920): Über das Organum Jacobsoni. Anatomische Hefte, München. **58**, Heft 174, p. 139—191.

Dimelow, E. J. (1963): The Behaviour of the Hedgehog *(E. europaeus)* in the Routine of Life in Captivity. Proc. Zool. Soc., London. **141**, 281—289.

— (1963): The Feeding of the Hedgehog. Proc. Zool. Soc. London. **141**, 291—309.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1965): Das Duftmarkieren des Igeltanrek *(Echinops telfairi* Martin). Ztschr. f. Tierpsych. **22**, 810—812.

— (1966): Duftsignale als Revierbegrenzung. In: Signale der Tierwelt. München. 143—144.

Eisentraut, M. (1953): Vergleichende Beobachtungen über das Selbstbespucken bei Igeln. Zeitschr. f. Tierpsych. **10**, 50—55, 4 figs.

Gould, Edwin, and Eisenberg, John F. (1966): Notes on the Biology of the Tenrecidae. Jl. Mammalogy. **47**, 660—668.

Haltenorth, Th. (1957): Die Wildkatze. Die Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg.

Hamlin, H. E. (1929): Working Mechanisms for the Liquid and Gaseous Intake and Output of the Jacobsons Organ. Americ. J. Physiol. **91**, p. 201—205.

Harvey, R. T. (1882): Note on the Organ of Jacobson. Quart. J. Micr. Soc. **22**, 50—52.

Herter, Konrad (1933): Gefangenschaftsbeobachtungen an europäischen Igeln. Zool. Jahrbuch, Abt. Syst. **65**, 65—98, 17 figs.

— (1933): Gefangenschaftsbeobachtungen an europäischen Igeln II. Zt. f. Säugetierkunde **8**, 195—218, 3 pls., 13 figs.

— (1938): Biologie der europäischen Igel. Leipzig.

— (1957): Das Verhalten der Insektivoren. In: Handbuch d. Zoologie **8**, 9. Lief. Berlin.

Jacobson, L. (1811): Decription anatomique d'un organ observé dans les mammifères. Ann. du Mus. d'Hist. Nat. Paris **18**, 412—424.

Kahmann, H. (1932): Sinnesphysiologische Studien an Reptilien. Zool. Jahrb., Abt. Allg. Zool. **51**, 173—238.
Kerkhoff, H. (1924): Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Funktion des Jacobsonschen Organs. Z. Mikr. Anat. Forsch. **1**, 621—638.
Kirchshofer, Rosl (1964): Tiere im Haus. Bern.
Knappe, Hans (1964): Zur Funktion des Jacobsonschen Organs (Organon vomeronasale Jacobsoni). Der Zool. Garten, N. F., **28**, 188—194.
Lindemann, W. (1951): Zur Psychologie des Igels. Z. f. Tierpsych. **8**, 224—251, 20 figs.
Lissmann, H. W. (1933): Beobachtungen und Experimente am Igel, nebst einer allgemeinen Kennzeichnung der Arbeitsweisen über die Sinnesfunktionen der Tiere. Arb. d. Ung. Biolog. Forschungsinst. Tihany. **6**, 73—83.
Lorenz, Konrad (1942): Induktive und teleologische Psychologie. In: Über tierisches und menschliches Verhalten. Bd. I, 380—401. Piper & Co. München.
Matthes, E. (1934): Geruchsorgan. In: Bolk, L. u. a.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Wien.
Negus, V. E. (1956): The Organ of Jacobson. J. Anat. **90**, 515—519.
Pearlman, S. J. (1934): Jacobson's Organ (Organon vomeronasale Jacobsoni): its Anatomy, Gross, Microscopic and Comparative, with some Observations as well on its Function. Arch. Otol., Rhin. Laryng. **43**, 739—768.
Platzer, W., und Maurer, H. (1965): Ein Verfahren zur Herstellung von Modellen (unter besonderer Berücksichtigung von Lebersegmentmodellen). Anat. Anz. **117**, 314—318.
Poduschka, Walter (1967): Ergänzungen zum Wissen über *Erinaceus europaeus roumanicus* und kritische Überlegungen zur bisherigen Literatur über europ. Igel. (Manuskript).
Read, E. A. (1908): A Contribution to the Knowledge of the Olfactory Apparatus in the Dog, Cat and Man. Amer. J. Anat. **8**, 17—48.
Romer, A. S. (1966): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Hamburg-Berlin.
Simmons, K. E. L. (1966): Anting and the Problem of Self-Stimulation. Proc. Zool. Soc. London. **149**, 2, 145—162.
Stein, G. (1929/30): Zur Kenntnis von *Erinaceus roumanicus* B.-Hamilton. Z. f. Säugetierkunde **4**, 240—250.
Stephan, H. (1965): Der Bulbus olfactorius accessorius bei Insektivoren und Primaten. Acta anat. **62**, 215—253.

Anschrift der Verfasser: Dr. Walter Poduschka, Rettichgasse 12, A 1140 Wien (Österreich), und Dr. Wilhelm Firbas, Anatomisches Institut der Universität Wien, Währinger Straße 13, A 1090 Wien (Österreich)

Chromosome study of members of the subfamilies Caprinae and Bovinae, family Bovidae; the Musk Ox, Ibex, Aoudad, Congo buffalo and Gaur[1]

By H. Heck, D. Wurster and K. Benirschke

Eingang des Ms. 17. 7. 1967

Improved methodology has enabled investigators in recent years to assess the chromosome number and structure of mammals more accurately than in the past. These techniques allow the examination of many animals previously unstudied and in many instances older findings, obtained by testicular squash methods or tissue sectioning, have to be corrected. More importantly perhaps, the recently developed possibility of immobilizing even valuable animals by Cap-chur gun and employing the safe and

[1] Supported by grant GM 10 210 of the National Institutes of Health.

potent morphine-like compound M 99 (Harthoorn and Bligh, 1965) gives access to virtually any animal kept in the zoo.

The findings of such studies open new fields of research and provide additional insight into possible reasons for hybrid sterility. They also add knowledge regarding taxonomic relationships between species and it is hoped that they will be employed in particular in those species which are threatened by extinction. They are easily undertaken when such animals are restrained for other reasons or when they die in zoological gardens.

The present report concerns principally the chromosome structure of the Musk ox *(Ovibos moschatus moschatus* [Zimmermann, 1780]) and Congo buffalo *(Syncerus caffer nanus* [Boddaert, 1785]). Two of these animals each had to be immobilized in order to move them into new quarters. Skin biopsies were taken at that time for tissue culture studies. Similarly, the Aoudad *(Ammotragus lervia* [Pallas, 1840]) and an Alpine Ibex *(Capra ibex ibex* Linné, 1758) were studied by this method. One male Gaur *(Bos [Bibos] gaurus,* H. Smith, 1827) was available from postmortem material.

Immobilization

The necessity for handling animals arises quite frequently in any zoological garden. The use of tranquilizing and immobilizing drugs has made this task easier on the animals and the personnel involved. The Catskill Game Farm has used M-99 on a considerable number of hoofed animals. The M-99 is dissolved in acepromazine (10 mg/cc) in a concentration of one milligram of M-99 per cubic centimeter of acepromazine. Quite often more acepromazine is added to the required dose of M-99. An antidote to M-99 which has proven to be quite effective is Nalline. Most of the drugs are administered with the Cap-Chur Gun.

The following is a description of the transfer of a pair of musk oxen at the Catskill Game Farm. The female musk ox arrived from the Alberta Game Farm late in 1963, as a calf of the same year. The male arrived one year later, as a calf born 1964. As this pair matured, the quarters proved to be inadequate and the animals had to be moved in 1967 to new facilities erected especially for them. The now three year old bull was moved first. He was injected with 1.8 milligrams of M-99, plus 20 milligrams of acepromazine. A slight reaction was noticeable after 3½ minutes and a good reaction after 10¾ minutes. A rope was put around his horns at 14½ minutes. Two men in front and two men behind could lead this powerful bull about a quarter of a mile to the new stall, where he laid down. Twenty-eight minutes after the injection of M-99, he was given 30 milligrams of Nalline. At 36¼ minutes, he could stand up but went down a minute later and got up again at 53¼ minutes. For several hours after he was well-tranquilized.

The four year old cow was injected with 1.6 milligrams of M-99, plus 16 milligrams of acepromazine. There was a slight reaction after 6½ minutes and very good reaction at 10 minutes and 10 seconds. Again, a rope was put around the horns after 10 minutes and she was led to the new quarters, where she laid down, like the bull. 41½ minutes after the injection of M-99, she was given 30 milligrams of Nalline and was up after 44½ minutes.

Full thickness skin biopsies of approximately 1 cm^2 were taken sterilely from the ear after shaving and alcohol washing. They were placed immediately into Eagle's medium to which 10% calf serum had been added and then shipped to the laboratory. Here, the skin was cut into small fragments, explanted into large Leighton tubes and cultured by a method similar to the procedur detailed by Basrur et al. (1963). Following transfer to Carrell flasks and growth, these cultures were trypsinized after

colchicine treatment and swelled with hypotonic Earle's solution. Then they were spread onto slides, stained with carbol fuchsin and the metaphases photographed. Certain cultures were treated with H_3-thymidine to study the late replicatory behavior of the second X chromosome in females. These techniques have been adequately described elsewhere (SCHMID, 1963).

Results

Musk ox: Both animals were found to have 48 chromosomes, which is in agreement with the recent findings by TIETZ and TEAL (1967). Six pairs of autosomes are submetacentric or metacentric in structure, the others being acrocentrics. The X chromosome is the largest acrocentric and similar in structure to the X of other members of this subfamily. The Y is the smallest element; it is metacentric and easily recognizable. In female cells one X is late replicating, as is true of most mammals; it is an "original" (5 %) type X (OHNO et al., 1964). The nombre fondamental (NF, MATTHEY, 1956) is 60 which is characteristic for all members of this group so far examined. Representative karyotypes are presented in Figures 1, 2.

Ibex: One female animal was available for study. Its karyotype is indistinguishable from that of the goat, reported by others (SOKOLOV, 1930; EVANS, 1965) and it is therefore not shown here. The diploid number is 2n=60; all chromosomes are acrocentric, except for the small Y.

Aoudad: One specimen of a male Barbary sheep was available. Its karyotype is shown in Figure 3. The chromosome number is 2n=58, the NF is again 60 with only one pair of metacentric autosomes present. It will be noted that this pair is relatively large compared with the metacentric elements of the other species here discussed. The X chromosome is an acrocentric element but it can not be precisely identified from the other acrocentric chromosomes. The Y is the smallest chromosome and usually has a submetacentric structure.

Congo buffalo: This species is included here because no previous cytogenetic obser-

Fig. 1 (above). Karyotype of male musk ox from skin biopsy. 2n=48. There are six pairs of autosomes with a submedian centromere, the remainder being acrocentrics. The sex chromosomes are last. The X chromosome is the largest acrocentric element, the Y is the smallest metacentric chromosome — *Fig. 2 (middle).* Karyotype of female musk ox from skin biopsy with corresponding autoradiographs shown below. One X chromosome is much more intensely labeled (shown last) which serves to identify the X of this species as the largest acrocentric — *Fig. 3 (below).* Karyotype of male aoudad. Only one pair of autosomes is metacentric, all others are acrocentric. The X is a larger acrocentric but not clearly identifiable, the Y is the smallest element with submetacentric or metacentric centromere. They are placed last.

Fig. 4 (left). Karyotype of male Congo buffalo with three pairs of submetacentric or metacentric autosomes, the remainder is acrocentric. The X is an unusually large acrocentric, the Y a small submetacentric, shown last. — *Fig. 5 (right).* Karyotype of male gaur, possessing one pair of submetacentric autosomes (placed first), the remainder being acrocentriecs. The sex chromosomes (last) are similar to those of domestic cattle.

vations have been recorded on this animal and because its karyotype is useful in this context for the discussion of the Robertsonian mechanism of karyotype evolution. Both animals had similar karyotypes, a diploid value of 2n=54 with 3 pairs of metacentric autosomes, the remainder being acrocentrics. The X chromosome is a large acrocentric, in contrast to the metacentric of domestic cattle, and the Y chromosome is the smalllest element and probably submetacentric. The karyotype for the male is shown in Figure 4.

Gaur: This specimen showed 58 chromosomes and had a karyotype as shown in Figure 5. This differs from domestic cattle only by the presence of one submetacentric pair of autosomes, apparently a fusion product of two unequal-sized acrocentrics.

Discussion

Chromosome number

The chromosome complement of the musk ox has been ascertained recently by Tietz and Teal (1967). These investigators studied lymphocyte cultures of several musk oxen and show a metaphase plate which is in agreement with the findings described here. Although they examined several animals, they give no figures of how many were successfully studied. Nevertheless, the diploid value of 2n=48 can be considered accurate from these two studies.

The ibex with a complement 2n=60 is identical with the chromosome number of the goat which has been studied by many authors (Sokolov, 1930; Gimenez-Martin and Lopez-Saez, 1962; Evans, 1965). The easy hybridization of ibex and goat (Gray, 1954, 1966) and fertility of these hybrids testifies to the close relationship of these two species. Some consider the former among the wild ancestors of the domestic goat (Harris, 1962). The ibex has also been studied by Hard (1967), and his results are similar. Further, a recent report by Hauschleck-Jungen and Meili (1967) gives a quantitative comparison of ibex and goat chromosomes.

The *Aoudad* has a complement of 58 chromosomes and is between goat (2n=60) and sheep (2n=54 McFee et al., 1965; Buttle and Hancock, 1966). Its complement has not been published previously, but Taylor and Hungerford (1967), who examined two specimens, finds a diploid value of 58 as well.

No previous reports are published on the cytology of the *Congo buffalo.* Its chromosome number of 54 differs considerably from that of domestic cattle with 2n=60, as well as from other cattle studied by us, namely the banteng, and the yak (the gaur, however, was found to have 2n=58 with two submetacentric autosomes) and by others (zebu: Makino, 1944; yak: Zuitin, 1938, and the bison: Melander, 1959).

Hybridization

From various records summarized by GRAY (1954, 1966) and CHANG and HANCOCK (1967) the following hybrids of species with known chromosomes have been attempted in members of this group:

Ovibos moschatus x *Bos taurus* — alleged but unlikely
Capra ibex x *Capra hircus* — both sexes fertile
x Hybrid *Ammotragus lervia* x *Capra hircus* — possible
Ammotragus lervia x *Capra hircus* — recent success and fertility
x *Ovis aries* — apparently unsuccessful
Syncerus caffer x *Bos taurus* — no records of hybridization

Several attempts have been made to hybridize cattle x Indian water buffalo, none apparently with success. Only one older study indicates 2n=48 for the water buffalo (MAKINO, 1944) which should be repeated with modern techniques.

Numerous attempts of hybridization between goat and sheep have been undertaken. The subject has been discussed by CHANG and HANCOCK (1967), and GRAY (1966) gives many additional references. Undoubtedly some positive results have been achieved and, in early embryos of such crosses, the intermediate chromosome number of 57 has been verified. This methodology will play an important part in ascertaining the success of hybridization in adult animals of this cross, as well as of other hybrids, e. g. the mule (BENIRSCHKE et al., 1964). Moreover, from testicular structure and meiotic studies (BENIRSCHKE, 1967) an insight can be gained into the possibility of fertility by observing multivalent first meiotic stages once the chromosome structure of the parental species has been assessed accurately. The successful hybridization of goat and aoudad and the backcross of this hybrid to ibex have suggested to HALTENORTH (1961) that these species are more closely related than aoudad and sheep between which hybridization has failed. This has been disputed recently by SCHMITT (1963) on the basis of immunological studies of proteins. The present findings of 2n=58 for aoudad, however, tend to support the former author.

The nombre fondamental of all Bovidae reported here and most others studied in our laboratory is 60 and remarkably constant for this family. This is in striking contrast to its variability in Equidae (BENIRSCHKE, 1967) and suggests rearrangement of chromosome sets principally by Robertsonian mechanism, i. e. fusion of acrocentrics to produce metacentrics. Single steps in such a rearrangement might be *C. hircus* to *A. lervia;* further removed would be the sheep (2n=54), and musk ox with 2n=48, still further. These animals have similarly shaped X and Y chromosomes, but the X chromosome in particular, is different from that of *Bos* and *Syncerus,* suggesting a more distant relationship of these families. Similar differences were detected antigenically between proteins of *Bos* and *Ovibos* by MOODY (1958) and they were referred to by TIETZ and TEAL (1967). It is clear then that the "ox" of musk ox connotes no direct genetic relationship to Bovinae but that, at least Karyotypically, this species is more closely related to sheep, as has been suggested by many zoologists in the past.

Fusion of acrocentric elements is apparently a particularly common event in Bovidae. Not only does this process occur often in tissue culture but also, it is observed in lymphosarcoma (HARE et al., 1967) and spontaneously as a mutational event GUSTAVSSON, 1966; HERSCHLER and FECHHEIMER, 1966). The latter reports indicate considerable stability of such fusion products. Indeed, the progeny of some of the translocation carriers reported by GUSTAVSSON (1966) contains balanced translocation homozygotes with 58 chromosomes whose karyotype is indistinguishable from that of the wild gaur. Such translocations can occur between various elements of a more "primitive" (acrocentric-rich) karyotype and the fusion products would differ, consequently in size and structure. Fusion of two equal-sized elements would yield a

Distribution of number of spreads examined with chromosome counts (Top axis) in the various animals. The modal number is the largest figure. The hypomodal metaphases are explained by breakage of cells, as only rarely hypermodal numbers are present

	Number of Chromosomes																		Total Spreads examined
	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	
Musk ox male	6	4	1	*39*	2		2												54
Musk ox female	2	3	3	*18*															26
Ibex female						1	2		1		1	2	5		4	*23*			39
Aoudad male										1	1	2	1	*21*					26
Congo buffalo 2 males							3	4	4	*20*	1								32
Gaur male									1	3	2	3	2	*24*				1	36

metacentric chromosome, that of unequal-sized elements results in a submetacentric new element. These may be large or small and some such translocational events have been well studied in human pedigrees. Barring additional rearrangements, such as pericentric inversions, it may be feasible, eventually, to trace evolutionary relationship in families such as reported here. Knowledge of such structural differences in closely related species will aid in explaining meiotic processes of hybrids, in particular hybrid sterility.

The possible evolutionary steps leading to the divergent species of Bovidae have been traced by Pilgrim (1947). He points out that many aspects are poorly understood and it is here, perhaps, where karyological findings may aid when all members of this large group have been studied and these findings can be fitted with the fossil record. A comparison of the findings here presented show that gaur and Congo buffalo are much more closely related to *Bos* than the other species described. The gaur has a karyotype most similar to cattle, having undergone one translocational step. *Syncerus*, on the other hand, seems much further removed with three submetacentric autosomal pairs, only that placed third in Figure 4 resembling the submeta-

centric of the gaur. Moreover, the similar sex chromosomes of cattle and gaur are much different from those of *Syncerus* which, in this respect, is much more like Caprini. This would correspond to the distant origin of these members as indicated by PILGRIM (1947).

The relationship of goat, Barbary sheep, sheep and musk ox is more complex when one compares their karyotypes. If one considers the acrocentric karyotype of goat and ibex (2n = 60) as the more primitive, then by fusion of the two largest pairs the new metacentric autosome of the Barbary sheep (2n = 58) could have arisen and their hybrid fertility attests to such a relatively simple rearrangement. In the sheep with 54 chromosomes, the largest metacentric may well correspond to that of *Ammotragus,* however, two additional pairs of central metacentric autosomes likely correspond to fusion products of the next largest acrocentric autosomes. None of these new metacentrics are found in the musk ox (2n = 48). Here, the four largest autosomes are submetacentrics and can be construed to have arisen by fusion of much unequal acrocentrics, while pairs 5 and 6 (Fig. 1) may represent the metacentric fusion products of small acrocentrics. Clearly, this karyotype is very dissimilar from all other Bovidae so far considered. It will, therefore, be of great interest to ascertain whether the takin, presumably his closest relative, has a similar karyotype as well. Finally, it is pertinent to point to the karyotype of the Himalayan tahr *(Hemitragus jemlahicus* [H. Smith, 1826]) whose karyotype has been published by CHANDRA et al. (1967). This animal has also 48 chromosomes and, while autosomes 1—4 are structurally similar to those of *Ovibos,* the metacentric elements 5 and 6 are much larger and presumably of different origin. Such great divergence from the karyotype of the goat raises questions concerning their alleged closed relationship (PILGRIM, 1947; MORRIS, 1965). It is therefore hoped that a complete study of this family by a variety of techniques will shed additional light on the disputed taxonomic relationship of its members.

Addendum

Immediately after submitting this paper we received a reprint of the following publication: ULBRICH, F. & H. FISCHER. The Chromosomes of the Asiatic Buffalo *(Bubalis bubalis)* and the African Buffalo *(Syncerus caffer).* Zeitschr. Tierzüchtung u. Züchtungsbiol. **83**/3: 219—223, 1967. These authors describe the chromosome complement of *Syncerus caffer* as 2n = 52 with 4 pairs of submetacentric and 21 pairs of acrocentric autosomes. Their karyotypes were obtained from blood samples taken from 3 animals of a population presumably in Kenya. The number of cells analyzed is not stated. The extra pair of submetacentrics may represent the spontaneous fusion of acrocentric elements commonly found in Bovidae as described above, and may be a stable feature in the population from which their specimens were obtained. Thus, this species may be either polymorphic or not a "good" species, and this can be clarified only through the study of more specimens.

Summary

Chromosome studies of five species of Bovidae are reported, the musk ox, ibex, aoudad, Congo buffalo and gaur. Their chromosome numbers are respectively 48, 60, 58, 54 and 58 and their karyotypes differ considerably. Simple Robertsonian mechanism of karyotype evolution may account for these changes since the nombre fondamental is 60 in all. These findings are discussed with respect to the possible interrelationship of these species.

Zusammenfassung

Der Bericht befaßt sich mit Chromosomen-Studien an Moschusochsen, Alpensteinbock, Mähnenschaf, Kongobüffel und Gaur. Die Anzahl der Chromosomen der genannten Arten ist in gleicher Reihenfolge 48, 60, 58, 54 und 58, wobei sich die Karyotypen beträchtlich unterscheiden. Einfacher Chromosomenumbau durch Fusionen vom Robertsonischen Typ kann für diese Unterschiede verantwortlich gemacht werden; denn die nombre fondamental ist bei allen 60. Weiterhin werden die Ergebnisse in Hinsicht auf die Verwandtschaft der untersuchten Arten diskutiert.

References

Basrur, P. K., Basrur, V. R., and Gilman, J. P. W. (1963): A simple method for short term cultures from small biopsies. Exp. Cell Res. **30**, p. 229.

Benirschke, K. (1967): Sterility and fertility of interspecific mammalian hybrids. In: Comparative Aspects of Reproductive Failure, Springer-Verlag, New York p. 218.

Benirschke, K., Low, R. J., Sullivan, M. M., and Carter, R. M. (1964): Chromosome study of an alleged fertile mare mule. J. Hered. **55**, p. 31.

Buttle, H. L., and Hancock, J. L. (1966): The chromosomes of goats, sheep and their hybrids. Res. Vet. Sci. **7**, p. 230.

Chandra, H. S., Hungerford, D. A., Wagner, J., and Snyder, R. L. (1967): Chromosomes of five artiodactyl mammals. Chromosoma **21**, p. 211.

Chang, M. C., and Hancock, J. L. (1967): Experimental hybridization. In: Comparative Aspects of Reproductive Failure, K. Benirschke (ed.) Springer-Verlag, New York, p. 206.

Evans, H. J. (1965): A simple microtechnique for obtaining human chromosome preparations with some comments on DNA replication in sex chromosomes of the goat, cow and pig. Exp. Cell Res. **38**, p. 511.

Gimenez Martin, G., and Lapez-Saez, J. F. (1962): Dotaciones cromosomicas en los Mamiferos domesticos. Genét. Ibér. **14**, p. 7.

Gustavsson, I. (1966): Chromosome abnormality in cattle. **211**, p. 865.

Gray, A. P. (1954): Mammalian Hybrids. A checklist with Bibliography. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Bucks, England.

— (1966): Supplementary Bibliography.

Haltenorth, T. (1961): Fruchtbare Rückkreuzung eines weiblichen Mähnenschaf-Hausziegen-Bastards mit einem Steinbock. Säugetierk. Mitt. **9**, p. 105.

Hard, W. (1967) Personal communication.

Hare, W. C. D., Yang, T. J., and McFeely, R. A. (1967): A survey of chromosome findings in 47 cases of bovine lymphosarcoma (leukemia). J. Nat. Cancer Inst. **38**, p. 383.

Harthoorn, A. M., and Bligh, J. (1965): The use of new oripavine derivative with potent morphine-like activity for the restraint of hoofed wild animals. Res. Vet. Sci. **6**, 290.

Hauschleck-Jungen, E., and Meili, R. (1967): Vergleich der Chromosomensätze von Steinwild *(Capra ibex)* und Hausziege *(Capra hircus)*. Chromosoma **21**, p. 198.

Herschler, M. S., and Fechheimer, N. S. (1966): Centric fusion of chromosomes in a set of bovine triplets. Cytogenetics **5**, p. 307.

Hungerford, E., and Taylor (1967): Personal communication.

Makino, S. (1944): Karyotypes of domestic cattle, zebu, and domestic water-buffalo. Cytologia **13**, p. 247.

Matthey, R. (1956): Cytologie chromosomique comparée et systématique des Muridae. Mammalia **20**, p. 93.

McFee, A. F., Banner, M. W., and Murphree, R. L. (1965): Chromosome analysis of peripheral leukocytes of the sheep. J. Anim. Sci. **24**, p. 551.

Melander, Y. (1959): The mitotic chromosomes of some cavicorn mammals *(Bos taurus* L., *Bison bonasus* L., and Ovis aries L.) Hereditas **45**, p. 649.

Moody, P. A. (1958): Serological evidences of the relationships of the muskox. J. Mammal. **39**, p. 554.

Morris, D. (1965): The Mammals. A guide to the Living Species. Harper & Row. New York.

Ohno, S., Beçak, W., and Beçak, M. L., (1964): X-autosome ratio and the behaviour pattern of individual X-chromosomes in placental mammals. Chromosoma **15**, p. 14.

Pedersen, Alwin (1958): Der Moschusochs. Die neue Brehm-Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg.

Pilgrim, G. E. (1947): The evolution of the Buffaloes, Oxen, Sheep and Goats. J. Linn. Soc. (Zool.) **41**, No. 279, p. 272.

Schmid, W. (1963): DNA replication patterns of human chromosomes. Cytogenetics **2**, p. 175.

Schmitt, J. (1963): *Ammotragus lervia* Pallas, Mähnenschaf oder Mähnenziege? Z. Säugetierk. **28**, p. 7.

Sokolov, I. I. (1930): The chromosomes in spermatogenesis of the goat *(Capra hircus)*. (Translated title). Bull. Bureau Genet. & Eugen. No. 8, p. 63.

Tietz, W. J., and Teal, J. J. Jr. (1967): Chromosome number of the musk-ox *(Ovibos moschatus)*. Canad. J. Zool. **45**, p. 235.

Zuitin, A. I. (1938): New data on the chromosome number in yak *(Poephagus grunniens* L.) C. R. Acad. Sci. URSS **19**, 201 cited by Tietz and Teal, 1967.

Author's addresses: Dr. Heinz Heck, Catskill Game Farm, Catskill, New York, USA, Dr. D. Wurster and Prof. Dr. K. Benirschke, The Department of Pathology, Dartmouth Medical School, Hanover, N. H., USA

Die Chromosomen verschiedener Caprini Simpson, 1945[1]

Von J. Schmitt und F. Ulbrich[2]

Aus dem Institut für Hygiene und Infektionskrankheiten der Tiere der Justus-Liebig-Universität Gießen — Direktor: Prof. Dr. F. Ulbrich

Eingang des Ms. 29. 6. 1967

Die Karyogramme von Hausziegen und Hausschafen wurden bereits beschrieben (vgl. Scaccini 1956 a, b; Melander 1959; Martin et Lopez-Saez 1962; Borland 1964; McFee, Banner and Murphree 1965). Bezüglich der Chromosomen von Wildziegen und Wildschafen liegen unseres Wissens bislang keine Untersuchungsergebnisse vor. Unsere Arbeit zielte darauf ab, die Karyogramme verschiedener Vertreter des Tribus Caprini Simpson, 1945, zu analysieren und miteinander zu vergleichen.

Material und Methodik

Mit der von Ulbrich und Weinhold (1963 a, b) für das Kultivieren von Rinder-Leukozyten beschriebenen Methodik untersuchten wir Blut folgender 36 Tiere[3] (22 Wild-Ziegen und -Schafe, 14 Haus-Ziegen und -Schafe):
4 (2,2) Alpensteinböcke *(Capra ibex* Linné, 1758),
4 (2,2) Markhors *(Capra falconeri* [Wagner, 1839]),
2 (1,1) Mähnenspringer *(Ammotragus lervia* [Pallas, 1777]),
2 (1,1) Afghanistan-Wildschafe *(Ovis a. cycloceros* Hutton, 1842),
2 (1,1) Kara-Tau-Wildschafe *(Ovis a. nigrimontana* Servertzov, 1873),
1 (0,1) Laristan-Wildschaf *(Ovis a. laristanica* Nasonov, 1909),
7 (3,4) Mufflons *(Ovis a. musimon* [Pallas, 1811]),
außerdem 2 (1,1) Walliser-Ziegen, 3 (1,2) Kamerun-Zwergziegen, 2 (1,1) Buren-Ziegen. 2 (1,1) dtsch. schwarzköpf. Fleischschafe, 3 (1,2) Vierhorn-Schafe und 2 (1,1) Heidschnucken.

Ergebnisse

Bei den Vertretern des Genus *Capra* Linné, 1758, sind die Karyogramme völlig gleichartig. Sie enthalten 30 Chromosomenpaare (= 29 Paare akrozentrischer Chromosomen und das Geschlechts-Chromosomenpaar; vgl. Abb. 1, 5, 9 und 10).

Das Genus *Ammotragus* Blyth, 1840, besitzt 29 Chromosomenpaare (= 1 Paar metazentrischer Chromosomen, 27 Paare akrozentrischer Chromosomen und das Geschlechts-Chromosomenpaar; vgl. Abb. 2 und 6).

Die Karyogramme beim Genus *Ovis* Linné, 1758, sind uneinheitlich. *Ovis a. cycloceros* besitzt 29 Chromosomenpaare (= 1 Paar metazentrischer Chromosomen, 27 Paare akrozentrischer Chromosomen und das Geschlechtschromosomenpaar), *Ovis*

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

[2] Mit technischer Assistenz von Inge-Marie Schultze.

[3] Verf. danken den Herren Direktoren der Zoologischen Gärten Berlin, Frankfurt, Karlsruhe, Köln, Kronberg, München und Stuttgart dafür, daß sie Blutentnahmen gestatteten.

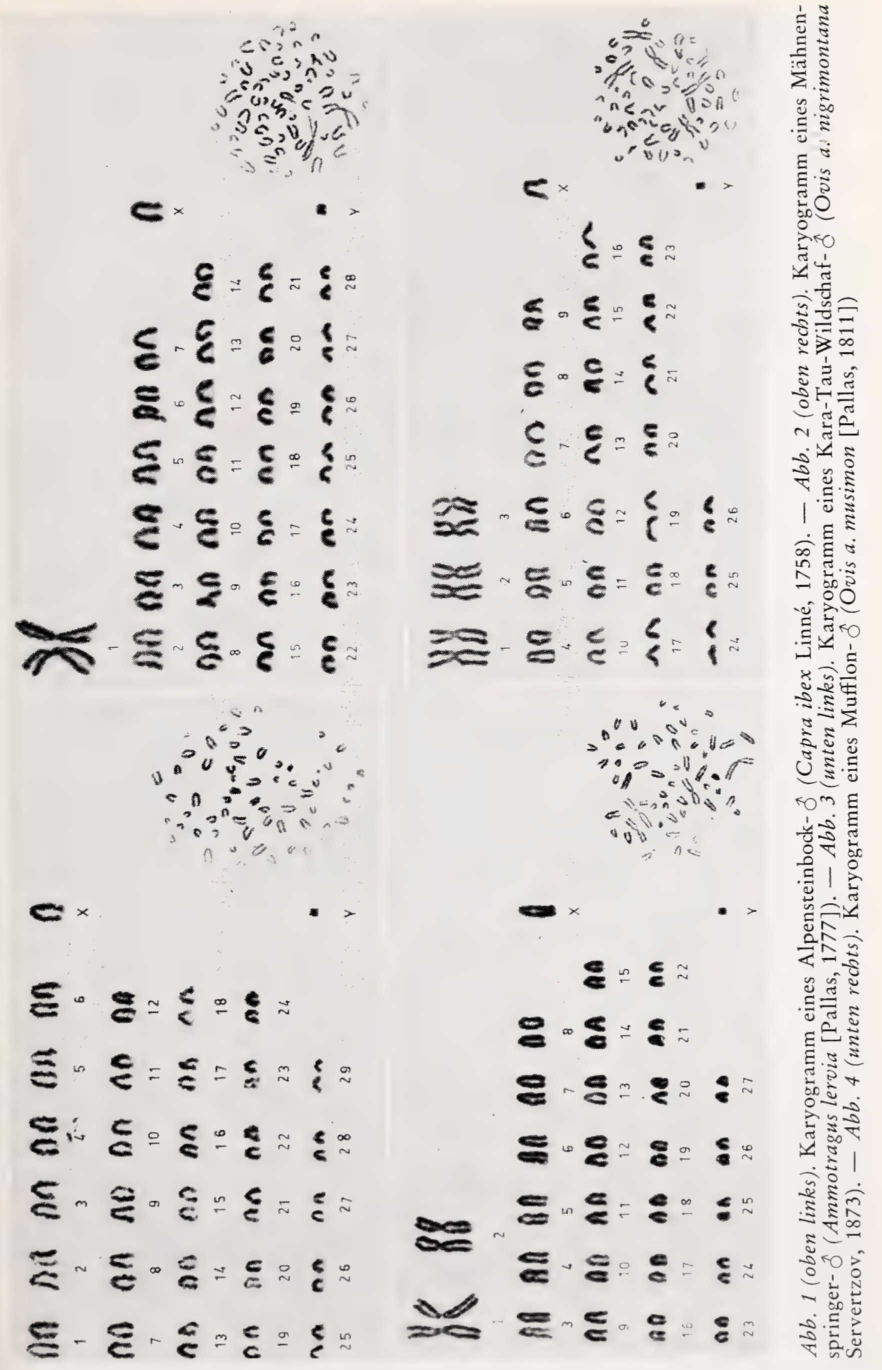


Abb. 1 (oben links). Karyogramm eines Alpensteinbock-♂ (*Capra ibex* Linné, 1758). — *Abb. 2 (oben rechts).* Karyogramm eines Mähnenspringer-♂ (*Ammotragus lervia* [Pallas, 1777]). — *Abb. 3 (unten links).* Karyogramm eines Kara-Tau-Wildschaf-♂ (*Ovis a. nigrimontana* Servertzov, 1873). — *Abb. 4 (unten rechts).* Karyogramm eines Mufflon-♂ (*Ovis a. musimon* [Pallas, 1811])

a. nigrimontana 28 Chromosomenpaare (= 2 Paare metazentrischer Chromosomen, 25 Paare akrozentrischer Chromosomen und das Geschlechts-Chromosomenpaar; vgl. Abb. 3 und 7). *Ovis a. musimon* und *Ovis a. laristanica* haben nur 27 Chromosomen-

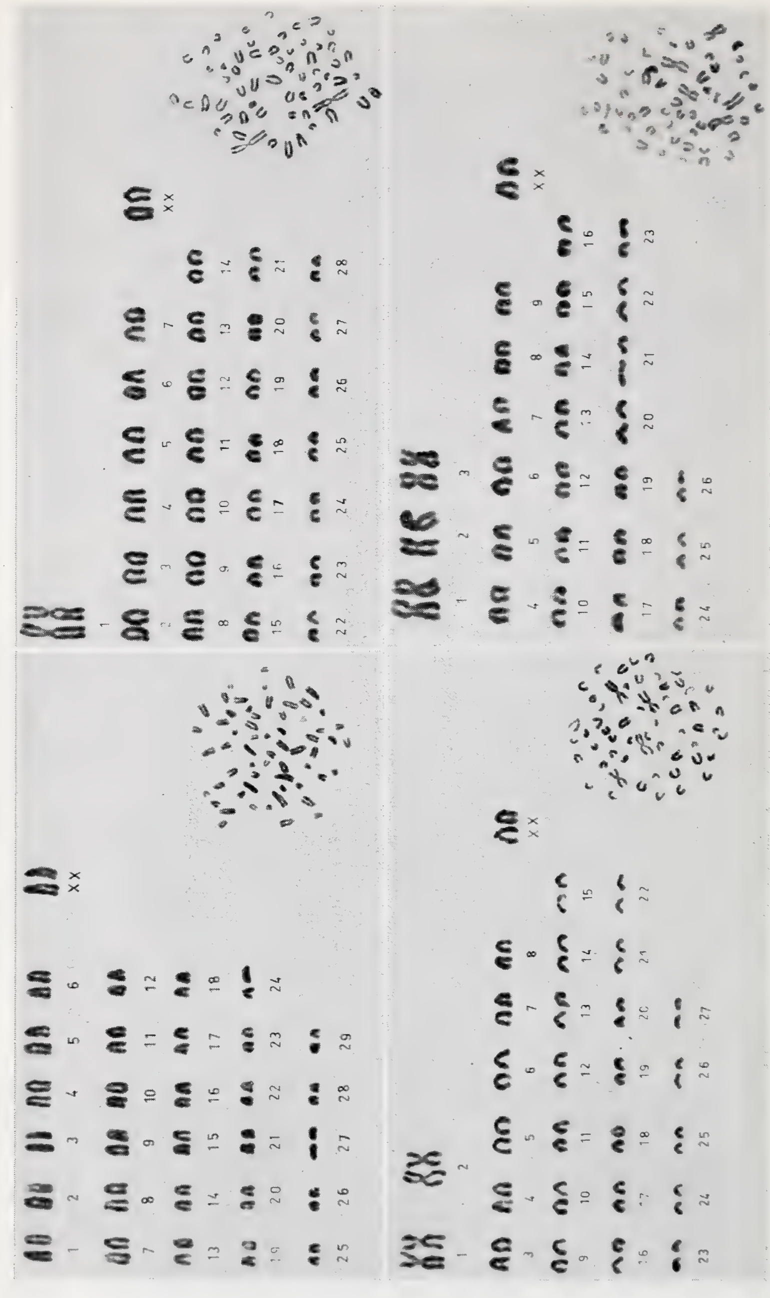


Abb. 5 (oben links). Karyogramm eines Alpensteinbock-♀ (*Capra ibex* Linné, 1758). — *Abb. 6 (oben rechts).* Karyogramm eines Mähnenspringer-♀ (*Ammotragus lervia* [Pallas, 1777]). — *Abb. 7 (unten links).* Karyogramm eines Kara-Tau-Wildschaf-♀ (*Ovis a. nigrimontana* Servertzov, 1873). — *Abb. 8 (unten rechts).* Karyogramm eines Mufflon-♀ (*Ovis a. musimon* [Pallas, 1811]).

paare (= 3 Paare metazentrischer Chromosomen, 23 Paare akrozentrischer Chromosomen und das Geschlechts-Chromosomenpaar; vgl. Abb. 4 und 8).

Die Karyogramme der *Hausziegen* stimmen mit denen der Wildziegen überein (vgl. Abb. 1, 5, 9 und 10), die der *Hausschafe* entsprechen denen des Mufflons und des Laristan-Wildschafes (vgl. Abb. 4, 8, 11 und 12).

Die Geschlechts-Chromosomen der untersuchten Caprini gleichen einander in ihrer Morphologie. Das X-Chromosom ist jeweils das größte akrozentrische Chromosom, das Y-Chromosom ein auffallend kleines submetazentrisches Chromosom.

Eine Übersicht zu den dargelegten Ergebnissen gibt die Tabelle.

Anzahl der Chromosomen bei verschiedenen Caprini Simpson, 1945[1]

	Zahl der Chromo-somen	Chromo-somen-Paare (insgesamt)	Paare metazen-trischer Chromo-somen
Capra Linné, 1758			
C. ibex Linné, 1758	60	30	—
C. falconeri [Wagner, 1839]	60	30	—
Ammotragus Blyth, 1840			
A. lervia [Pallas, 1777]	58	29	1
Ovis Linné, 1758			
O. ammon [Linné, 1758]			
O. a. cyloceros Hutton, 1842	58	29	1
O. a. nigrimontana Servertzov, 1873	56	28	2
O. a. musimon [Pallas, 1811]	54	27	3
O. a. laristancia Nasonov, 1909	54	27	3
Capra-Zuchtrassen			
Walliser-Ziege	60	30	—
Kamerun-Zwergziege	60	30	—
Buren-Ziege	60	30	—
Ovis-Zuchtrassen			
deutsches Fleischschaf	54	27	3
Vierhorn-Schaf	54	27	3
Heidschnucke	54	27	3

[1] Systematische Termini nach HALTENORTH (1963).

Diskussion

Betrachtet man die Abbildungen 1 bis 12 und die Tabelle, so fällt zunächst auf, daß in den Karyogrammen der verschiedenen Vertreter des Tribus *Caprini* Simpson, 1945, weitreichende Ähnlichkeiten bestehen. Diese werden geradezu frappant, wenn man bedenkt, daß die metazentrischen Chromosomen bei *Ammotragus* und *Ovis* — wie wir vermuten — jeweils durch Translokation aus je zwei akrozentrischen Chromosomen entstanden sein können. Setzt man die Zahl der metazentrischen Chromosomen mit dem Faktor 2 in Rechnung, so erhält man bei allen Caprini eine „theoretische" Gesamtzahl der Chromosomen von $2n = 60$.

Im Karyogramm von *Capra* möchten wir das ursprünglichere, phyletisch ältere erblicken, aus dem heraus sich die Karyogramme der übrigen Genera durch Chromosomen-Translokationen, die mit einer stufenweisen Reduktion der Chromosomenzahl einhergingen, entwickelt haben.

Den umgekehrten Entstehungsmodus, d. h. eine Erhöhung der Chromosomenzahl durch Duplikation ursprünglich etwa vorhandener metazentrischer Chromosomen (1 metazentrisches → 2 akrozentrische), halten wir für weniger wahrscheinlich. In

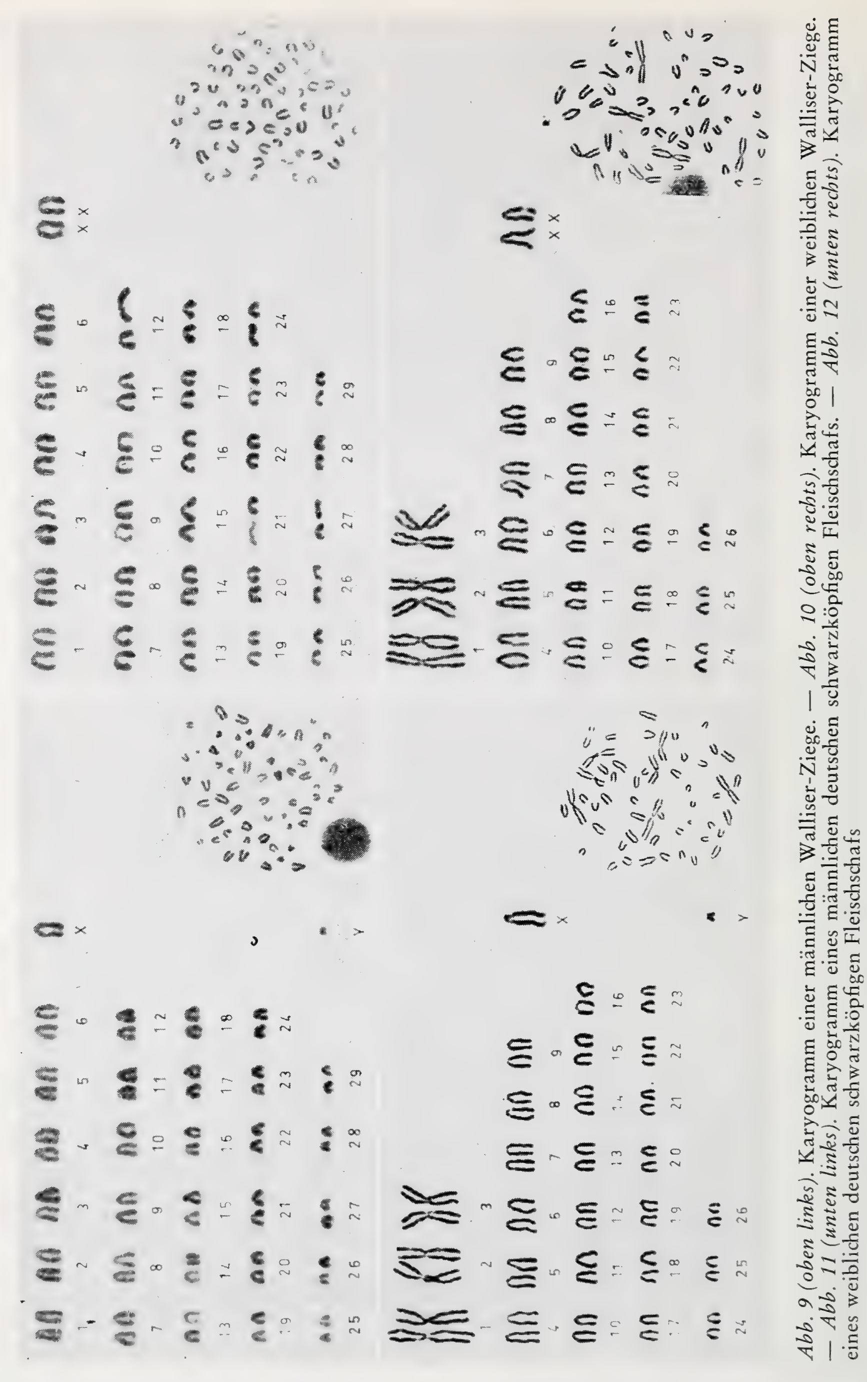


Abb. 9 (oben links). Karyogramm einer männlichen Walliser-Ziege. — *Abb. 10 (oben rechts).* Karyogramm einer weiblichen Walliser-Ziege. — *Abb. 11 (unten links).* Karyogramm eines männlichen deutschen schwarzköpfigen Fleischschafs. — *Abb. 12 (unten rechts).* Karyogramm eines weiblichen deutschen schwarzköpfigen Fleischschafs

unserer Ansicht werden wir bestärkt durch in jüngerer Zeit vorgelegte Arbeiten über familiär auftretende Chromosomen-Aberationen bei der Ziege (Soller, Wysoki and Padeh) und beim Rind (Gustavsson), die auf Translokationen zurückgeführt werden.

Unsere Ergebnisse stehen in einem auffallenden Kontrast zur neueren Systematik des Tribus *Caprini* Simpson, 1945. So gliedert Haltenorth (1963) das Genus *Capra* Linné, 1758, in vier Species (*C. ibex* Linné, 1758; *C. falconeri* [Wagner, 1839]; *C. aegagrus* Erxleben, 1777; *C. pyrenaica* Schinz, 1838). Unsere Befunde — die Uniformität der Karyogramme bei Capra — stützen eher die Auffassung der Autoren, die die Vertreter des Genus *Capra* in einer Großart mit verschiedenen Unterartengruppen zusammenfassen (Kesper 1953, Herre und Röhrs 1955).

Gerade die gegenteilige Situation trifft für das Genus *Ovis* Linné, 1758, zu, bei dem früher die meisten Formengruppen noch als gute Arten angesehen wurden (Lydekker 1913, Nasonov 1923, Gromova 1936). Die neueren Bearbeiter Zalkin (1951) und Kesper (1953) verringerten dann die Zahl der Arten auf zwei (*Ovis ammon* mit europäischer und zentralasiatischer und *Ovis nivicola* mit nordasiatisch-nordamerikanischer Verbreitung; vgl. Thenius und Hofer, 1960). Haltenorth (1963) geht noch weiter; er läßt nur noch eine Art (*Ovis ammon* Linné, 1758) gelten, die er in 37 Unterarten gliedert. Unsere Befunde — die Divergenz der Karyogramme bei *Ovis* — stellen die Berechtigung zu diesem Vorgehen in Zweifel.

Weitergehende Schlußfolgerungen möchten wir aus unseren bisher vorliegenden Ergebnissen nicht ableiten. Es bleibt abzuwarten, ob nach Erweiterung unserer Befundunterlagen zusätzliche Aussagen ermöglicht werden.

Zusammenfassung

Die Chromosomen verschiedener Caprini Simpson, 1945, wurden mit Hilfe der Leukozyten-Kultur analysiert. Bei den Vertretern des Genus *Capra* Linné, 1758, erwiesen sich die Karyogramme als völlig gleichartig, bei denen des Genus *Ovis* Linné, 1758, hingegen als unterschiedlich.

Die diploide Zahl der Chromosomen beträgt bei *Capra* (Wild- und Hausziegen) 60, bei *Ammotragus* 58, bei *Ovis a. cycloceros* 58, bei *Ovis a. nigrimontana* 56, bei *Ovis a. musimon* und *Ovis a. laristanica* 54, bei Hausschafen ebenfalls 54.

Die stufenweise Reduktion der Chromosomenzahl geht mit dem Auftreten metazentrischer Chromosomen einher (*Capra* 0, *Ammotragus* 2, *Ovis a. cycloceros* 2, *Ovis a. nigrimontana* 4, *Ovis a. musimon* und *Ovis a. laristanica* 6), die vermutlich durch Translokation aus je zwei akrozentrischen Chromosomen hervorgingen.

Das X-Geschlechts-Chromosom ist bei allen Caprini übereinstimmend das größte akrozentrische Chromosom, das Y-Chromosom ein auffallend kleines submetazentrisches.

Unsere Ergebnisse stützen die Auffassung der Autoren, die bei *Capra* eine nur unterartliche Trennung befürworten; sie widersprechen dem Bestreben, die verschiedenen Formengruppen bei *Ovis* in einer Großart zusammenzufassen.

Literatur

Borland, R. (1964): The chromosomes of domestic sheep. J. Heredity, **55**, 61—64.

Gromova ,V. (1936): Über Kraniologie und Geschichte der Gattung *Ovis*. Duerst-Festschrift, Bern, 81—91.

Gustavsson, J. (1966): Chromosome abnormality in cattle. Nature, **211**, 5051, 865—866.

Haltenorth, Th. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla I (18) 1—167; in: Handbuch der Zoologie; Eine Naturgeschichte der Stämme des Tierreiches. 8. Bd., Walter de Gruyter u. Co., Berlin.

Herre, W., und Röhrs, M. (1955): Über die Formenmannigfaltigkeit des Gehörns der Caprini Simpson, 1945. Zool. Garten, N. F., **22**, 85—110.

Kesper, K.-D. (1953): Phylogenetische und entwicklungsgeschichtliche Studien an den Gattungen *Capra* und *Ovis*. Diss., Kiel.

Lydekker, R. (1913): Catalogue of the ungulate mammals in the British Museum. 1. Brit. Mus. natur. Hist. XVII, 1—249.

Martin, G. G., et Lopez-Saez, J. F. (1962): Dotaciones chromosomes en los maniferos domesticos. Genet. Iber., **14**, 7—17.

McFee, A. F., Banner, M. W., and Murphree, R. L. (1955): Chromosome analysis of peripheral leucocytes of the sheep. J. Anim. Sci., **24**, 551—554.

MELANDER, Y. (1959): The mitotic chromosomes of some cavicorn mammals *(Bos taurus* L., *Bison bonasus* L. and *Ovis aries* L.) Hereditas, **45**, 649—664.
NASONOV (1923): Zit. nach HALTENORTH, TH. (1963).
SCACCINI, A. (1956 a): Il corredo chromosomico in diverse razze di pecore *(Ovis aries).* Biol. latina, **9**, 1—13.
— (1956) b): Il corredo cromosomico delle capre *(Capra hircus).* Biol, latina, **9**, 169—178.
SOLLER, M., MYSOKI, M., and PADEH, B. (1966): A chromosomal abnormality in phenotypically normal Saanen goats. Cytogenetics, **5**, 88—93.
THENIUS, E., und HOFER, H. (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. Springer; Berlin, Göttingen, Heidelberg.
ULBRICH, F., und WEINHOLD, E. (1963 a): Darstellung der Chromosomen weißer Blutzellen des Rindes und Entwurf eines Chromosomenschemas. Berl. Münch. tierärztl. Wschr., **76**, 269.
— (1963 b): Preparation of Bovine Chromosomes. Nature, **199**, 4894, 719.
ZALKIN, V. (1951): Die Bergwildschafe Europas und Asiens. Materialien zur Kenntnis der Fauna und Flora der UdSSR. Ber. Moskau. Naturforsch. Ges., N. S., Zool., 27, 1—343.

Anschrift der Verfasser: Privatdozent Dr. J. SCHMITT und Prof. Dr. F. ULBRICH, Institut für Hygiene und Infektionskrankheiten der Tiere, 63 Gießen, Frankfurter Straße 85/87

Cytogenetical and Biochemical Researches in the Rumanian Hamster *(Mesocricetus newtoni)*

By P. RAICU, M. HAMAR, S. BRATOSIN and I. BORSAN

Eingang des Ms. 29. 7. 1967

Introduction

NEHRING (1898) considered the Rumanian hamster *Mesocricetus newtoni* to be a good species but subsequently it was regarded as a subspecies of the Syrian hamster *(Mesocricetus auratus).*

The taxonomic, biological and ecological investigations of MARCHES (1964) supported the earlier view as did the ecological work of HAMAR and SUTOVA (1966) on this and related species. RAICU and BRATOSIN (1966) have shown that *Mesocricetus newtoni* is chromosomally different from the Syrian hamster.

We have examined mitosis and meiosis in *Mesocricetus newtoni* and undertaken a comparative study of proteins and free amino-acids in the serum and liver of this and other hamsters.

Material and methods

Animals from the Department of Genetics (University of Bucharest) and from Department for rodents (Agricultural Institute of Bucharest) have been used for this study. For cytological study, the animals were injected with 0.06 % colchicine for two hours. Bone marrow and testes was treated with a hypotonic solution of natrium citrate and fixed with alcohol-acetic acid (3,1). Staining was performed in Giemsa solution.

A comparative electrophoretic study from the proteins of the blood serum was performed. Proteins have been separated electrophoretically on Whatman paper no. 1 with veronal-natrium veronal buffer solution (pH = 8.6). The proteic fractions have been evidenced with a blue brom-phenol solution and quantitative determination was performed by the Opton densitometer.

The free aminoacids in blood and liver were studied by paper chromatography. The material was treated in 0.04 N acetic acid at 100° C for two minutes. The proteins were precipitated and eliminated by centrifugation. The supernatant was used for chormatographical purpose, having as solvent n — butanol — acetic acid — bidistilled water (4:1:5). The free aminoacids have been identified with a 0.2 % ninhidrin solution in n — butanol and by means of control aminoacids.

Results and discussions

The eighteen pairs of autosomes of *Mesocricetus newtoni* (2n = 38) consist of 2 metacentrics (1 and 9), 5 submetacentrics (2, 8, 14, 16 and 17) and 11 subtelocentrics (3—7, 10—13, 15 and 18). The heterosomes in females are represented by a pair of X chromosomes which are the longest subtelocentrics. In males the XY heterosomes are different, the Y chromosome being the smallest submetacentric (fig. 1 and 2).

A comparison of the complements of the Syrian (2n = 44) and Rumanian (2n = 38) hamster suggests that the absence of acrocentric chromosomes in the latter is due to a centric fusion. Ecological evidence indicates that the Syrian hamster is the older species. The authors consider that the speciation in this case is due to a robertsonian process of centrical fusion and the translocation of a pair of chromosomes. This is also suggested by the modification of heterosomes.

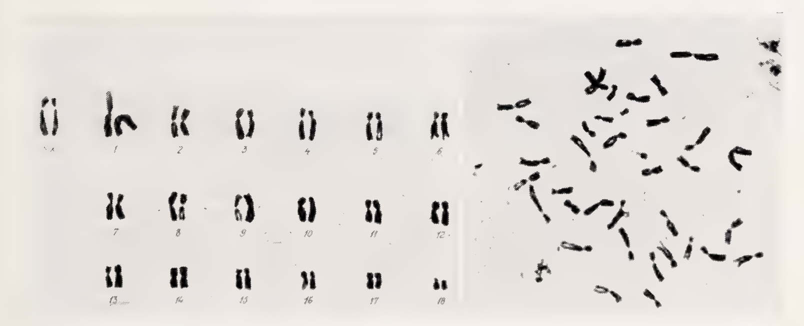


Fig. 1. Female karyotype in *Mesocricetus newtoni* (left) and their metaphase plate (right)

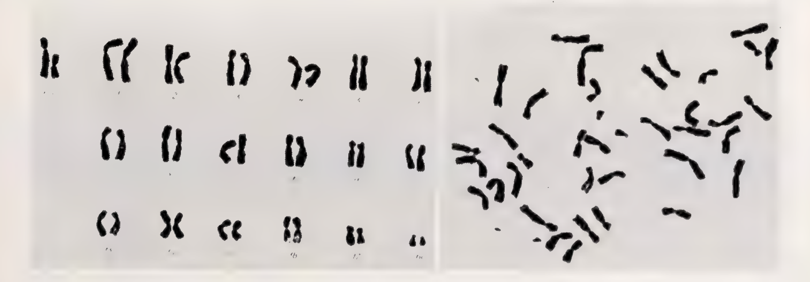


Fig. 2. Male karyotype in *M. newtoni* (left) and their metaphase plate (right)

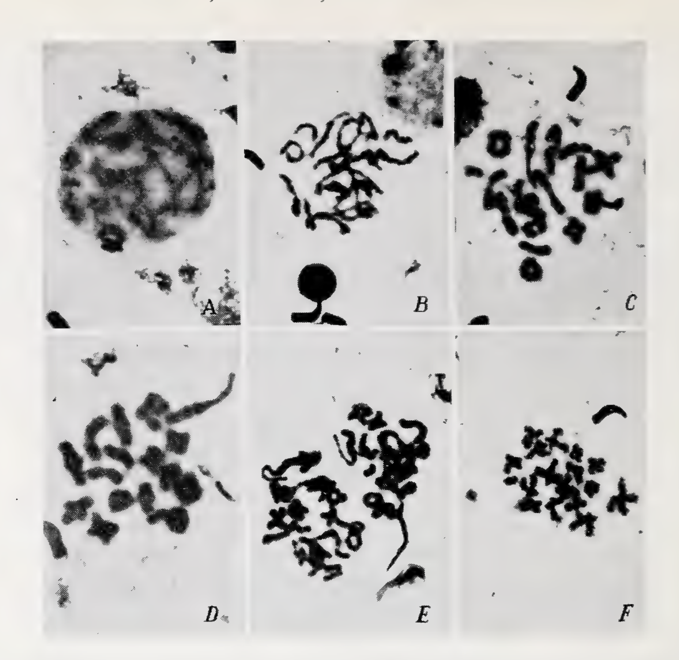


Fig. 3. Male meiosis in *M. newtoni:* leptonem (A), diplonem (B), methaphase I (C, D, E,) methaphase II (F)

The karyotype of *M. newtoni* (Raicu and Bratosin, 1966) reveals some differences, because formerly the investigations have been carried out only on few animals and on strongly colchicinized metaphases. This is a correction of our first study on the karyotype in the Rumanian hamster.

The sex chromosomes are heteropycnotic at leptotene in the male (fig. 3, A). By diplonem (fig. 3, B) the sex vesicle was completely disappeared and the heterosomes can be clearly distinguished. They form the longest of the 19 bivalents at metaphase I (fig. 3, C, D, E).

The study of 10 metaphasis cells (fig. 4) has shown that ring bivalents vary between 2—4, cross bivalents between 4—8 and the rod bivalents between 7—12. We have found a constant end-to-end association between the short arm of the Y chromosome and the short arm of the X chromosome. The long arm of the X chromosome is less contracted and isopycnotic, consequently it is less stained than the other part of the bivalent. Thus, in structure, staining and association the sex chromosomes of the Rumanian hamster differ from those of *M. auratus* (2n = 44), *Cricetus cricetus*

Average quantity of various blood serum proteic fractions

(in %)

<table>
<tr><th rowspan="2">Species</th><th rowspan="2">Albumins</th><th colspan="6">Globulins</th></tr>
<tr><th>α_1</th><th>α_2</th><th>β_1</th><th>β_2</th><th>γ</th></tr>
<tr><td>Mesocricetus auratus</td><td>44.0</td><td>11.0</td><td>13.5</td><td>7.0</td><td>14.5</td><td>10.0</td></tr>
<tr><td>Mesocricetus newtoni</td><td>44.5</td><td>14.0</td><td>9.2</td><td>6.3</td><td>12.5</td><td>13.5</td></tr>
<tr><td>Cricetus cricetus</td><td>45.5</td><td>15.4</td><td colspan="2">12.7</td><td>11.8</td><td>14.5</td></tr>
</table>

(2n = 22) and *Cricetulus griseus* (2n = 22) (FREDGA and SANTESSON 1964) (fig. 5). In *Cricetulus griseus* and *Cricetus cricetus* species there is a partial homology of the short arms of X and Y chromosomes, that is why they associate side-by-side. The long arms of the X chromosomes in the Rumanian and Syrian hamsters are isopycnotical and different in size; the arms of the X chromosome in *M. newtoni* are much longer than those of *M. auratus*.

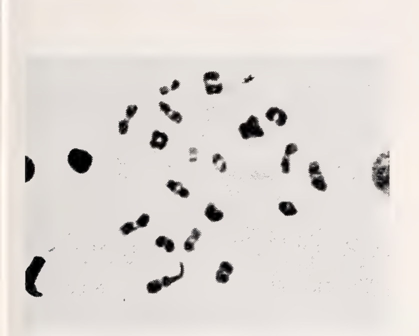


Fig. 4. Metaphase I in male meiosis of *M. newtoni*

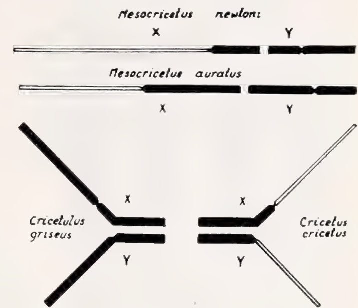


Fig. 5. Schematical illustration of the sex bivalents in four hamster species (modified after K. FREDGA and B. SANTESSON, 1964)

The mitotical and meiotical study on the Rumanian hamster as compared with other hamster species have shown considerable differences not only in the number of chromosomes, but also in their structure, homology and chiasmata. This phenomenon is very obvious in heterosomes. By comparing the karyotypes of these 4 hamster species, it resulted that the Rumanian and Syrian hamsters are closely related.

Comparative electrophoretical researches of the blood serum in *M. newtoni, M. auratus* and *Cricetus cricetus* have shown that the albumin fraction as well as the 5 globulinic fractions (α 1, α 2, β 1, β 2 and γ) show considerable differences (table). Thus these species are biochemically well individualized, in spite of their partial homology of proteic fractions. This homology proves their phyllogenetic link (fig. 6, A, B, C).

Chromatographic study of free aminoacids in the blood serum of *M. auratus* (fig. 7, a) and of *M. newtoni* (fig. 7, a') reveal considerable differences between these two species. Thus there is a much higher quantity of valine in the Syrian hamster than

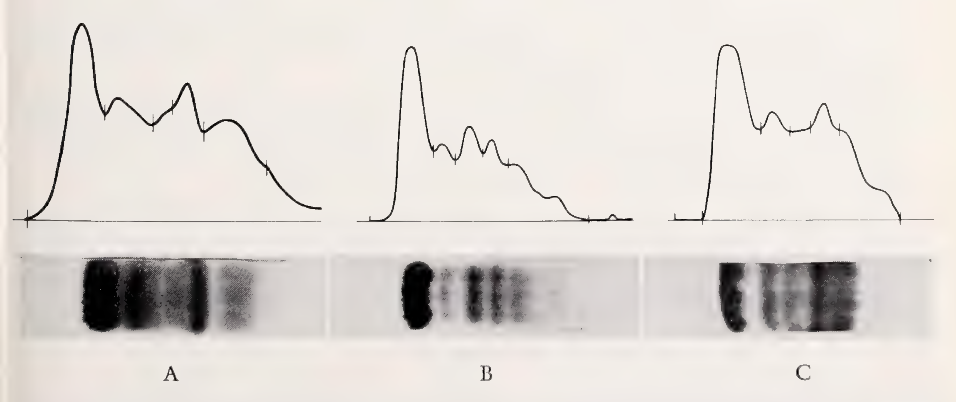


Fig. 6. Electrophoriograms in *Mesocricetus newtoni* (A), *Mesocricetus auratus* (B) and *Cricetus cricetus (C)*

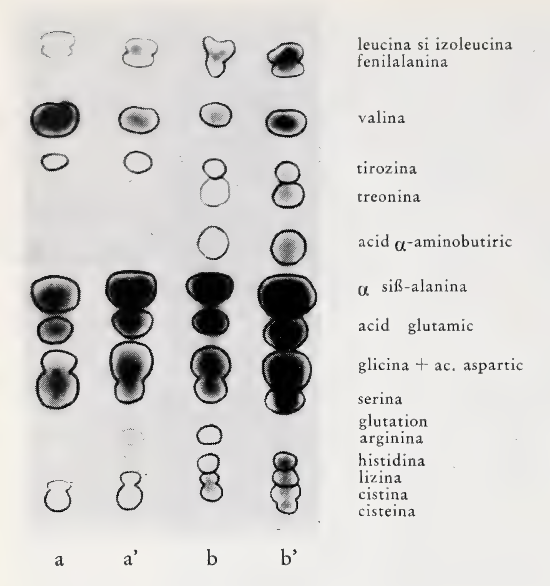


Fig. 7. Chromatograms of free aminocids from the serum blood in *M. auratus* (a), *M. newtoni* (a') and from the liver in *M. newtoni* (b) and *M. auratus* (b')

in the Rumanian one. α-Aminobutiric acid is absent in the Syrian hamster and scarcely to be found in the Rumanian one, while α and β alanine, glicine and the aspartic acid are in higher quantities in *M. newtoni.* In the Rumanian hamster we found only small quantities of arginine and traces of histidine, while in the Syrian hamster these aminoacids are completely missing.

The quantities of free aminoacids in the liver of the Rumanian hamster (fig. 7 b) and in the Syrian hamster (fig. 7 b') are variable. Thus higher amounts of leucine, phenilalanine, valine, α-aminobutiric acid, α and β alanine, glutamic acid, glicine, aspartic acid and serine are recorded in the latter. Arginine is present only in *M. newtoni,* and cisteine only in *M. auratus.*

Electrophoretic and chromatographic studies of proteic fractions and of free aminoacids on the blood serum and the liver in the three hamster species proves biochemical differences typical for each species. In the speciation process besides chromosomal mutations which have determined the formation of different karyotypes, there have also taken place many genic mutations producing biochemical differences. Our cytogenetical and biochemical studies prove that the Rumanian hamster is a species in itself, with its own morphological, ecological, genetical and biochemical characteristics. Presently we intend to obtain inbreeding in order to turn this species into a laboratory animal.

Conclusions

1. The Rumanian hamster is cytogenetically different from other hamster species, particularly in regard to the number and structure of chromosomes and the homology and pairing of the sex chromosomes.
2. Comparative biochemical studies have shown various differencies between the Rumanian and the other hamster species, as for instance the number and the quantity of proteic fractions, as well as the variable quantity of free aminoacids in blood serum and liver.
3. In the Rumanian hamster the speciation process occurred by many chromosomal and genic mutations, which have determined a karyotypical and biochemical individuality. The Rumanian hamster is more closely related to the Syrian hamster, than to other hamster species.

Summary

In the Rumanian Hamster *(Mesocricetus newtoni)* the karyotype is represented by 18 pairs of autosomes, i. e. 2 pairs metacentric, 5 submetacentric and 11 subtelocentric. In females the sex chromosomes (XX) are the biggest subtelocentric ones, while in males (XY) the Y chromo-

some is the smallest submetacentric one. By comparing the reductional division (meiosis) in *Mesocricetus newtoni* (2n = 38), *M. auratus* (2n = 44), *Cricetus cricetus* (2n = 22) and *Cricetulus griseus* (2n = 22) considerable differences in structure, stainability, way of associating the arms of sex chromosomes have been found in the Rumanian hamster as compared to the other species.

Comparative biochemical researches have proved that between the Rumanian hamster and the other hamster species there are quite a lot of differences in the number and amount of the proteic fractions in blood serum as well as in the free aminoacids in the blood and liver.

Based on the comparative study of the karyotypes in the Rumanian and the Syrian hamster as well as according to ecological investigations which have shown that the Rumanian hamster is an older species, the authors consider that the karyotype differences in the Rumanian hamster are the results of a Robertsonian centrical fusion process and the translocation of pair of chromosomes. Gene mutations have then followed contributing to the phenotype differentiation and to establishing a definitive biochemical individuality.

Zusammenfassung

Beim rumänischen Hamster *(Mesocricetus newtoni)* ist der Karyotypus von 18 Autosomenpaaren vertreten, und zwar sind davon 2 metazentrisch, 5 submetazentrisch und 11 subtelozentrisch. Bei den Weibchen sind die größten Geschlechtschromosomen (XX) die subtelozentrischen, während bei den Männchen (XY) die Y Chromosome die kleinste submetazentrische ist. Vergleichende Untersuchungen der Reduktionsteilung (Meyosis), die bei *Mesocricetus newtoni* (2n = 38), *M. auratus* (2n = 44), *Cricetus cricetus* (2n = 22) und *Cricetulus griseus* (2n = 22) durchgeführt wurden, zeigten erhebliche Unterschiede zwischen dem rumänischen Hamster und den übrigen Arten in bezug auf Struktur, Anfärbung und Zusammenfügung der Arme der Geschlechtschromosomen.

Durch vergleichende biochemische Untersuchungen wurde nachgewiesen, daß zwischen dem rumänischen Hamster und den übrigen Arten eine Reihe von Unterschieden in Hinsicht sowohl auf Anzahl und Menge der Eiweißfraktionen im Blutserum als auch auf die freien Aminosäuren im Blut und in der Leber vorhanden ist.

In Anlehnung an vergleichende Untersuchungen der Karyotypen beim Hamster aus Rumänien und aus Syrien sowie auch an ökologische Forschungen, deren Ergebnisse darauf hinweisen, daß der in Rumänien vorkommende Hamster eine ältere Art ist, vertreten die Verfasser die Ansicht, daß die karyotypischen Unterschiede des Hamsters aus Rumänien auf einem Robertsonischen zentrischen Fusionsprozeß und auf der Translokation eines Chromosomenpaares beruhen. In der Folge gesellte sich auch eine Genmutation dazu, die zur phänotypischen Differenzierung und zu einer endgültigen biochemischen Individualität ihren Beitrag brachte.

References

Emmons, L. R., and Husted, L. (1962): The sex bivalent of the golden hamster. J. Hered., **53**, 222—232.

Fredga, K., and Santesson, B. (1964): Male meiosis in the Syrian, Chinese and European hamsters. Hereditas, **52**, 36—49.

Hamar, M., and Schutova, M. (1966): Neue Daten über die geographische Veränderlichkeit und die Entwicklung der Gattung *Mesocricetus* (Glires, Mammalia). Z. f. Säugetierkunde, **31**, 237—251.

Lehman, J. M., Macpherson, I., and Moorhead, P. S. (1963): Karyotype of the Syrian hamster. J. Nat. Cancer Inst., **31**, 639—650.

Marches, G. (1964): Contributions à l'étude taxonomique, biologique, écologique et de la croissance en captivité du hamster de Dobroudja *(Mesocricetus newtoni)*. Studii şi cercetări de igienă şi sănătate publică, Bucureşti.

Matthey, R. 1957): Les chromosomes de *Mesocricetus auratus*. Rev. Suisse de Zool., **59**, 241.

Nakasawa, H., and Lindsay, R. H. (1964): Composition and labeling patterns of "free" and protein aminoacids in *Rana catesbeiana* tadpoles and frogs. Arch. Biochem. Biophys., **106**, 299.

Raicu, P., and Bratosin, S. (1966): Le caryotype chez le *Mesocricetus newtoni*. Z. f. Säugetierkunde, **31**, 251—255.

Roberts, E., and Simonsen, D. G. (1962): Free aminoacids in animal tissu — Amino acids Pools. J. T. Holden, Elsevier.

Smith, I. (1962): Cromatographic and electrophoretic techniques. Interscience Publishers, New York.

Teogoreanu, N., and Micle, S. (1966): Variabilitatea concentratiei fractiunilor proteice ale

serului sangvin la hamsterul auriu *(Mesocricetus auratus* Waterh.). Studii şi cercetări de biologie, seria zoologie, Bucureşti **18**, 457—459.
Vorontsov, N. N. (1960): Wide homiakov palearktiki (Cricetinae — Rodentia) in statu nascendi. Dokl. A. N., S. S. S. R., **132**, 1448—1451.
Nakasawa, H., and Lindsay, R. H. (1964): Sovremennoe metoda v biohimii. Izd. Meditina, Moskva, t. I.

Authors addresses: Prof. Dr. Petre Raicu, Department of Genetics, University of Bukarest, Rumänien; Dr. Martin Hamar, Central Research Institute for Agriculture, Department for the rodents, Bukarest, Rumänien; S. Bratosin, Institute for the Forensic Medicine, Bukarest, Rumänien, and I. Borsan, Department of Genetics, Institute of Biology, Bukarest, Rumänien

SCHRIFTENSCHAU

Flade, Johannes Erich: **Das Araberpferd.** 2. neubearbeitete Auflage. Die Neue Brehm-Bücherei, 291, A. Ziemsen-Verlag, Wittenberg-Lutherstadt 1966. 119 S., 60 Abb. 8,– DM.

Nur 4 Jahre nach Erscheinen der 1. Auflage liegt jetzt die 2. Auflage des Buches von Flade über das Araberpferd vor. Der Autor hat in dieser Schrift die wichtigsten historischen Daten über das Araberpferd und seine Zucht zusammengestellt und unterrichtet über die strukturellen und physiologischen Merkmale dieser Vollblutrasse. Das Kapitel über Herkunft und Zuchtgeschichte ist weitgehend neu gestaltet worden. Auch an anderen Stellen des Textes sind Verbesserungen und Ergänzungen vorgenommen worden. Der Text wird wie in der 1. Auflage durch zahlreiche Tabellen und graphische Darstellungen ergänzt. Das Buch kann jedem, der sich über Eigenschaften und Geschichte des Arabischen Vollblutpferdes orientieren will, empfohlen werden. H. Bohlken, Kiel

Goerttler, Victor: **Neufundländer.** Die Neue Brehm-Bücherei Nr. 371. A. Ziemsen-Verlag, Wittenberg-Lutherstadt 1966. 144 S., 87 Abb. 10,– DM.

Ein erfahrener Biologe und begeisterter Hundefreund hat mit diesem Werk ein erstklassiges Hundebuch vorgelegt, welches weit mehr als nur einen Bericht über den Neufundländer gibt. In klarer Form wird das jetzige Wissen über die Abstammung des Haushundes und die Herausbildung seiner Rassen, alten aber unbewiesenen Annahmen über diese Fragen gegenübergestellt. Einem sorglichen Bericht über die Entwicklung des Neufundländers und seine Verbreitung in verschiedenen Ländern folgt eine treffliche Kennzeichnung von Verhaltenseigenarten. Hinweise auf Zucht, Fütterung und Verwendung der Neufundländer beschließen das Buch.
W. Herre, Kiel

Larsen, May und Henry: **Durch Gottes Zoo.** Erlebnisse mit Tieren und Menschen in Mittelamerika, Guayana, den Antillen und Neukaledonien. Albert Müller Verlag, Rüschlikon-Zürich – Stuttgart – Wien 1966. 216 S., mit zahlreichen Federzeichnungen, 4 farbigen, 35 Schwarz-Weiß-Tafeln. 22,80 DM.

Die Autoren, May und Henry Larsen, erzählen in diesem Buch von ihren langen Reisen in die reizvolle Urwald- und Inselwelt Südamerikas und der Südsee. Die liebevollen und lebendigen Schilderungen der Tiere, die sie als Präparatoren beobachtet und gesammelt haben, und der vielseitigen Begegnungen mit den Menschen dieser Länder zeugen von Einfühlungsgabe und Verstehen, die doch auf nüchterner Beobachtung und jahrzehntelanger Beschäftigung basieren.

Die heitere Episode aus dem Leben eines Kolibripärchens, Percinet, der koboldhafte Tukan, und der Trompetervogel als Hühnerhirte erscheinen ebenso lebendig wie der kleine, anhängliche Schimpanse Julot, die Faultiere, Ameisenbären, Gürteltiere, das Tapir-Junge, Kiki, der Klammeraffe und die Vampire, die überall ihr grausames Unwesen treiben.

Ein rechtes Buch für den Tierfreund! W. Kleffner, Hannover

Soeben erschien:

Serumgruppen bei Tieren

Serumgruppen, Hämoglobintypen, Blutkaliumtypen, Milch- und Eiproteine

Nachweis und Genetik

Von Dr. Hans Buschmann und Priv.-Doz. Dr. D. O. Schmid

Institut für Blutgruppen- und Resistenzforschung München

1961 / 272 Seiten mit 125 Abbildungen und 74 Tabellen / In Ganzleinen 86,— DM

Eine der wichtigsten Entwicklungen in der Haustierzüchtung der letzten Jahrzehnte ist durch die Arbeit mit biochemischen und mathematisch-statistischen Hilfsmitteln in der praktischen Zuchtarbeit eingeleitet worden. Das vorliegende Werk gibt zum ersten Male einen umfassenden Überblick über den derzeitigen Stand unseres Wissens auf dem Gebiet der Vererbung biochemischer Systeme beim Tier. In den letzten Jahren hat sich gezeigt, daß eine große Anzahl biochemischer Merkmale, wie z. B. das Auftreten bestimmter Eiweißfraktionen im Serum und in der Milch, einen streng den Mendelschen Gesetzen folgenden Erbgang besitzen und damit anschauliche Beispiele für die Vererbung qualitativer genetischer Merkmale bei Mensch und Tier bieten. Mit Hilfe dieser Merkmale kann eine Fülle evolutionstheoretischer und populationsgenetischer Probleme, wie z. B. Einflüsse der natürlichen und künstlichen Selektionen, unter einem neuen Gesichtswinkel betrachtet werden. Der modernen Züchtungsbiologie sind hieraus wesentlich neue Erkenntnisse erwachsen.

Im allgemeinen Teil des Werkes wird der Leser mit den methodischen Grundlagen des Forschungsgebietes vertraut gemacht, wobei die enge Verknüpfung zwischen Begriffen der Biochemie, Genetik und Veterinärmedizin klar zutage tritt. Im speziellen Teil des Buches werden anschließend die einzelnen erblichen biochemischen Systeme behandelt, wobei die Methoden ihrer Darstellung, die chemischen und genetischen Grundlagen sowie die vor allem interessierenden Zusammenhänge mit anderen Leistungs- und Körpermerkmalen eingehende Berücksichtigung finden

Die Autoren haben das in der ganzen Welt verstreute einschlägige Schrifttum gesammelt und — ergänzt durch ihre eigenen umfangreichen Untersuchungen an deutschen Haustierpopulationen — in übersichtlicher Weise dargestellt. Mit dem Werk wird dem Genetiker, Physiologen, Milchbiologen, Tierzüchter, Zoologen und Biologen, darüber hinaus dem Biochemiker, Anthropologen und Humangenetiker ein umfassendes Nachschlagewerk in die Hand gelegt.

Ein kluges und nützliches Buch für jeden, der seine wissenschaftlichen Erkenntnisse formvollendet darzustellen trachtet:

Vom literarischen Handwerk der Wissenschaft

Eine Plauderei mit Zitaten und Aphorismen

Von Dr. med. vet. Dr. h. c. Victor Goerttler

Prof. em. der Friedrich-Schiller-Universität Jena

1965 / 284 Seiten / In Ganzleinen 26,— DM

„Der von jedem ernsthaften Wissenschaftler nur voll zu bejahende Inhalt dieses Werkes — und dies in sehr vielfältiger Hinsicht — sollte in den breitesten Kreisen der Wissenschaft, vor allem bei unserem jüngeren Nachwuchs, zur Kenntnis genommen werden." *Prof. Dr. Dr. h. c. A. Scheibe, Göttingen*

VERLAG PAUL PAREY · BERLIN UND HAMBURG

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

33. BAND · HEFT 4

August 1968





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

Dieses Heft enthält eine Beilage des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an einen der Herren Herausgeber oder direkt an die Schriftleiter: Frau Dr. Erna Mohr, Hamburg-Langenhorn 1, Krämerstieg 8 (Tel. 59 85 86) oder Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchrode, Bünteweg 17.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 82,— DM zuzügl. amtl. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte 17,10 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde, 33 (1968), H. 4, S. 193—256

Beitrag zur Geweihentwicklung und Fortpflanzungsbiologie der Hirsche

Von Dieter Lau

Aus dem Tierpark Berlin — Direktor: Prof. Dr. H. Dathe

Eingang des Ms. 22. 9. 1967

Der Tierpark Berlin beherbergt eine relativ reichhaltige Sammlung von Hirschen, von denen die meisten Arten hier bereits wiederholt Nachzucht gebracht haben. Im Laufe der Jahre 1955—1965 konnte demzufolge allerlei Material über Geweihentwicklung und Fortpflanzung der Hirsche zusammengetragen werden, so daß es jetzt angebracht erscheint, diese Beobachtungen geordnet zusammenzustellen und auszuwerten. Obwohl der Literatur bereits viele Angaben über Brunftzeit, Geweihabwurf, Setzzeit, Verhalten bei und nach der Geburt bei einzelnen Hirscharten zu entnehmen sind, ist es noch nicht möglich, ein umfassendes Bild von der Fortpflanzungsbiologie der Cerviden zu geben. Vieles ist noch unbekannt, anderes stützt sich nur auf gelegentliche Einzelbeobachtungen, die eine Verallgemeinerung noch nicht zulassen. Zusammenfassende Darstellungen über Brunftzeit, Fege- und Abwurfdaten sowie Setzzeiten finden sich bei Mohr (1932) und Bungartz (1933). Schilderungen über die Geburt von Hirschen sind in den Arbeiten von Slijper (1960), Bubenik (1965), Voss (1965) und Haensel (1966) enthalten. Ferner sind Angaben über Brunft, Trächtigkeitsdauer, Setzzeiten und Geburtsgewichte einigen im Literaturverzeichnis aufgeführten Arbeiten zu entnehmen. Ein umfangreiches Werk über Entwicklung und Aufbau der Geweihe verfaßte Bubenik (1966).

Auch die vorliegende Zusammenstellung kann keinen Anspruch auf Vollständigkeit und Verallgemeinerung erheben. Sie ist nur ein weiterer Beitrag zu diesem ganzen Komplex und soll Geweihentwicklung und Fortpflanzungsbiologie von Hirscharten unterschiedlicher Herkunft unter einheitlichen Klimabedingungen Mitteleuropas vergleichen. Die in dieser Arbeit ausgewerteten Beobachtungen wurden von vielen Personen zusammengetragen, insbesondere von denen, die die in Betracht kommenden Tiere täglich zu betreuen hatten. Es sei deshalb an dieser Stelle allen interessierten Tierpflegern sowie den Tiermeistern, dem Tierinspektor und den technischen Assistentinnen für ihre Mithilfe bestens gedankt. Bei der Weitläufigkeit des Tierparks, der Länge des Beobachtungszeitraumes und den vielfältigen dienstlichen Verpflichtungen der einzelnen Mitarbeiter war es nur durch die Mithilfe vieler möglich, ein größeres Beobachtungsmaterial zusammen zu bekommen. Andererseits darf nicht verschwiegen werden, daß es trotz der Beteiligung vieler Personen nicht zu vermeiden war, daß die Beobachtungen etwas lückenhaft geblieben sind, und zwar dadurch, daß einzelne Fakten versehentlich doch nicht festgehalten wurden oder aber einige Aufzeichnungen einer kritischen Prüfung nicht standhielten und deshalb nicht mit berücksichtigt werden konnten. Außerdem fehlen weitgehend Beobachtungsdaten aus dem Nachtleben der Tiere. Ich glaube aber, daß das gesammelte Material trotz dieser Mängel einige Schlußfolgerungen erlaubt.

Haltung der Tiere

Alle Hirsche werden im Tierpark Berlin tagsüber in geräumigen Freigehegen gehalten. Nachts werden sie in ungeheizten Stallungen untergebracht oder haben die Möglichkeit, diese nach Wahl selbst aufzusuchen. Bei kalter Winterwitterung bleiben für die tropischen Hirsche die Stallungen auch tagsüber zugänglich. Es sind also alle Hirsche, unabhängig von ihrer Herkunft fast gleichermaßen unseren Witterungsbedingungen und dem Wechsel der Jahreszeiten ausgesetzt. Eine Ausnahme machen lediglich die Muntjaks, die über Winter ständig in einem geheizten, hellen Raum gehalten werden. Weiterhin werden im Winter geborene Kitze tropischer Hirsche zusammen mit ihrer Mutter einige Tage im Haus eingesperrt und die Boxe bei sehr strenger Kälte durch einen Infrarotstrahler zusätzlich etwas erwärmt.

Die Fütterung erfolgt in der üblichen Weise mit Grünfutter, Zweigen, Schnipselgemüse, Heu, Eicheln, Knäckebrotbruch und Kraftfutter mit Mineralstoffgemisch bzw. Pellets. Muntjaks und Rentiere erhalten hin und wieder auch etwas Fleisch, die Rentiere außerdem täglich einige Händevoll Moos und Flechten.

Männchen und Weibchen bleiben praktisch das ganze Jahr beisammen, so daß die Paarungstermine nicht durch Absperrungsmaßnahmen beeinflußt werden. In einigen unserer Gehege sind sogenannte „Liebesgänge“ eingebaut, d. h. solche Absperrungen, die es den noch nicht paarungsbereiten Weibchen ermöglichen, vor den zudringlichen Männchen auszuweichen. In vielen Fällen, wo derartige Möglichkeiten fehlten, mußten wir den Männchen die Geweihe absägen, um Forkelverletzungen der Weibchen zu verhindern. In jedem Fall erfolgt das Absägen des Geweihes erst nach dem Fegen, meist 1 bis 2 Wochen danach. Junge Nachwuchs-Männchen wurden, sobald Streitigkeiten zwischen ihnen und dem alten Männchen drohten, abgesperrt.

Asymmetrie der Geweihe

Es ist bekannt, daß die Hirschgeweihe häufig gewisse Asymmetrien aufweisen, dergestalt, daß auf einer Seite ein oder mehrere überzählige Zacken vorhanden sind aber zumindest die eine Seite dicker und stärker entwickelt ist. Am auffälligsten ist diese Erscheinung beim Rentiergeweih, bei dem ein Augsproß größer und schaufelartig verbreitert ist, während der andere klein bleibt. Ludwig (1932) glaubt, in der Asymmetrie der Hirschgeweihe eine biologisch begründete Eigentümlichkeit zu sehen, die von der Kampfesweise der Tiere abhängig ist. Nach seinen Angaben soll wenigstens bei den einheimischen Hirschen die linke Geweihhälfte in der Regel stärker ausgebildet sein, was damit zusammenhängen soll, daß die Kämpfe streitender Männchen vornehmlich mit der linken Geweihhälfte ausgetragen werden. Als Parallele dazu führt er den Befund an hinterindischen Wildochsen an, bei denen Kampfverletzungen vornehmlich auf einer Körperseite gefunden werden, was ebenfalls auf den vorzugsweisen Gebrauch des linken Hornes zurückzuführen sei. Ludwig zieht in Erwägung, daß möglicherweise überhaupt die linke Körperseite bei Säugetieren bevorzugt sein könnte und das eventuell zweckmäßig wäre, weil bei der asymmetrischen Lage des Darmtraktus Verletzungen der einen Körperhälfte weniger gefährlich wären als Verletzungen der anderen Hälfte. Mohr (1965) greift in ihrer Arbeit über die Entwicklung der Hörner einiger Cavicornier diesen Gedanken nochmals auf, da sie bei Wisenten eine Senkung der Hörner im Verlauf des Wachstums vorwiegend auf der linken Seite nachweisen konnte.

In diesem Zusammenhang erschien es interessant, die von unseren Hirschen gesammelten Geweihgewichte auf das Vorherrschen einer solchen Asymmetrie hin zu prüfen. Um den Sachverhalt quantitativ erfassen zu können, wurde deshalb jeweils die Dif-

ferenz zwischen dem Gewicht der rechten und dem der linken Geweihstange gebildet und ins Verhältnis zum Gesamtgewicht des Geweihes gesetzt:

$$\triangle G = \frac{R - L}{R + L} \cdot 100\,\%$$

R = Gewicht der rechten Geweihstange
L = Gewicht der linken Geweihstange

Positive Werte für △ G bedeuten somit ein Überwiegen der rechten, negative ein Überwiegen der linken Seite. Eine Auswertung in dieser Weise hat den Vorteil, daß nicht nur die Asymmetrie selbst, sondern auch der Grad der Asymmetrie berücksichtigt wird. Ferner ermöglicht dieses Verfahren einen Vergleich der Geweihe unabhängig davon, ob sie abgesägt oder auf natürlichem Wege abgeworfen und ob sie früher oder später gewogen worden sind. Der Gewichtsschwund, den das Geweih durch Wasserverlust im Laufe der Zeit erfährt, betrifft beide Geweihhälften in demselben Maße. Ebenso wird der Fehler, der dadurch entsteht, daß beim Absägen des Geweihes jederseits ein kleiner Stumpf am Kopf des Tieres verbleibt und somit nicht mitgewogen werden kann, bei Anwendung obiger Formel weitgehend eliminiert.

Außer der gewichtsmäßigen Asymmetrie wurde auch versucht, die zeitliche Asymmetrie zu erfassen, d. h. die Frage zu klären, welche von beiden Geweihstangen im allgemeinen zuerst abgeworfen wird. Es wäre denkbar, daß auf der bevorzugten Seite die Stoffwechselvorgänge nicht nur intensiver, sondern vielleicht auch etwas schneller verliefen oder aber in bestimmten Phasen länger andauerten und daß dementsprechend eine Beziehung zwischen gewichtsmäßiger und zeitlicher Asymmetrie bestände. Aus diesem Grunde wurde auch die Zeitdifferenz in Tagen zwischen dem Abwurf beider Stangen festgehalten:

$$\triangle t = l - r$$

l = Abwurftermin der linken Geweihstange
r = Abwurftermin der rechten Geweihstange

Positive Werte geben an, um wieviel Tage eher die rechte Geweihstange abgeworfen wurde. Negative Werte bedeuten, daß der Abwurf links zuerst erfolgte.

Leider hat die Zusammenstellung der zeitlichen Angaben den Mangel, daß viele Termine nicht den Abwurf eines normalen Geweihes repräsentieren, sondern nur den Abwurf der letzten Scheibchen eines bereits lange zuvor abgesägten Geweihes. Wenngleich allem Anschein nach das Absägen des Geweihes keinen Einfluß auf den eigentlichen Termin des Geweihabwurfes hat, könnte es dennoch sein, daß geringe physiologische Veränderungen ausgelöst werden und eine eventuell vorhandene, schwache zeitliche Asymmetrie verwischen. Eine zusätzliche Schwierigkeit ergab sich auch daraus, daß das Abwerfen eines Geweihstummels längst nicht so auffällig ist wie das einer Geweihstange und deshalb vom Pfleger oft nicht rechtzeitig bemerkt wurde, so daß etliche Angaben fehlen.

Aus den in Tabelle 1 zusammengestellten Daten ist zu entnehmen, daß bei den meisten Individuen △ G und △ t sowohl negative als auch positive Werte annehmen können, d. h. also, daß in diesen Fällen eine strenge Bevorzugung einer Seite nicht vorliegt. Nur bei einigen Individuen liegen die Werte ausschließlich im positiven oder im negativen Bereich, so daß man hier von einer gewissen Bevorzugung sprechen kann. Auffällig groß sind die Differenzen der Abwurftermine bei den weiblichen Rentieren. Dies könnte ein Ausdruck dafür sein, daß das Geweih im Leben der Weibchen eine geringere Rolle spielt als bei den Männchen und deshalb eine stärkere Variabilität weniger von Belang wäre.

Leider ist die Anzahl der Werte, die von den einzelnen Hirschindividuen gesammelt

Tabelle 1

	△ G in %	△ t in Tagen
Muntiacus muntjac	— —	+2 +1
Elaphurus davidianus	—, —, +1, +2, —18, —5, 0, +3, —5, +1	0, 0, +1, 0, 0, 0, 0, 0, —, 0
Dama dama	0, — —3 — —, — —2, —9, —8	0, 0 +2 0 +16, +1 0, —, —
Cervus nippon dybowskii	—, — —, —2	—2, 0 0, —
Cervus nippon pseudaxis	+2, +1, +3 — —, +5, 0 —, +21	0, 0, — —3 +2, 0, —5 +1, —2
Cervus elaphus bactrianus	0, 0, +8, +5, +2, +13	+1, 0, 0, —1, 0, +1
Cervus elaphus canadensis	—, —, +4, +2, +6, 0, +9	+4, +1, +2, —, —, —6, —
Cervus elaphus hippelaphus	—1, —, — +1, — —, +8, —, +3, +3, +3, 0, —5	+1, +1, +2 0, 0 —1, —, —2, —, 0, 0, +1, —
Cervus elaphus sibiricus	—, —, —, —, —4, —2, —3, +3, +2 —2 +16	+1, —1, 0, +1, 0, 0, 0, +1, —4 0 —
Axis axis	— —4, —2, —2, +1	+1 +2, —3, —4, 0
Rusa unicolor	— —1, —, +12 —9, +5 +2 — —, +5	0 0, +1, —1 +2, +1 +1 +1 0, —
Rusa porcinus	— —1, +2	—32 +1, 0
Odocoileus hemionus	—8, +11, +9	+4, —, —

△ G = Gewichtsdifferenz der Geweih-Hälften,
△ t = Differenz der Geweihabwurftermine
Jede Zeile vereinigt die Angaben für ein bestimmtes Individuum. — = Angabe fehlt

Tabelle 1 (Fortsetzung)

	△ G in %	△ t in Tagen
Odocoileus virginianus	—, —	—7, 0
	—	+3
	—	+1
	—	0
	—, —	0, 0
	—	—3
Odocoileus virginianus (gymnotis?)	—, 0, +1, —4	0, 0, +1, —
Odocoileus virginianus borealis	—10, —3, —4	—, +1, —
Alces alces	{ +15, 0, —, 0, +7 { +3, —4, +7, +2	{ —2, +3, —1, 0, 0, { 0, +2, +2, —4
	+7	—4
Rangifer tarandus ♂	{ 0, —, +3, —9, —, { +3, —11, +30	{ —1, 0, 0, —1, 0, { +1, +1, —
	+17	—
	—	—16
	—	0
Rangifer tarandus ♀	—, +5	—33, +4
	—, —4, +4, —13	—33, +40, —79, 0
	—, —1	0, —27
	0, +9, +17	0, —, 0
	—1, 0, +10	—40, 0, 0
	—7, —14	+6, +7
	0	0
	—1	+40
	0	0
	—	+29
	—	+29
	—	—2
	—	0
	—5	—
	—2	+39
	—17	+22
Capreolus capreolus pygargus	—	0
	—, —, —, —	0, —5, 0, +2
	—	0
	—	—7

△ G = Gewichtsdifferenz der Geweih-Hälften,
△ t = Differenz der Geweihabwurftermine
Jede Zeile vereinigt die Angaben für ein bestimmtes Individuum. — = Angabe fehlt

werden konnten, zu klein, um eine statistisch gesicherte Aussage machen zu können. Es war lediglich angängig, den Mittelwert aus allen Beobachtungen zu bilden, wobei sich

$$M_{\triangle G} \pm m = +1{,}0 \pm 0{,}8$$

und

$$M_{\triangle t} \pm m = 0 \pm 1$$

ergaben.

Es hat also den Anschein, daß eine statistisch zu sichernde Asymmetrie der Hirschgeweihe nicht vorliegt. Sollte sie sich an einem größeren Material eventuell doch nachweisen lassen, so kann ihr Grad nur sehr gering sein. Berücksichtigt man zudem, wie groß meist die individuelle Streuung ist, so kommt man zu dem Schluß, daß die von LUDWIG versuchte Erklärung nicht den Tatsachen entspricht. Wäre eine stärkere Ausbildung der linken Geweihhälfte wirklich von Vorteil, so müßte das auch bei dem hier vorliegenden Beobachtungsmaterial zum Ausdruck kommen.

Eine Korrelation zwischen $\triangle$ G und $\triangle$ t besteht ebenfalls nicht, wie eine diesbezügliche Rechnung ergab. Die schwerere Geweihstange kann also früher oder später abgeworfen werden als die andere.

Geweihzyklus und Brunft

In der Regel setzt der männliche Hirsch jedes Jahr ein neues Geweih auf und wirft es nach Ablauf einer gewissen Zeit wieder ab. Ausnahmen kommen gelegentlich vor. So sind von verschiedenen Hirscharten Fälle beschrieben worden, in denen einzelne Individuen innerhalb Jahresfrist zweimal ein Geweih gebildet haben [DRASENOWICH (1932), DUKE OF BEDFORD (1952), MOHR (1962), PETZSCH (1959), ULLRICH (1961)]. Andererseits soll es beim Muntjak vorkommen, daß er im Alter sein Geweih länger als ein Jahr behält [ENGELMANN (1938)]. Derartige Erscheinungen sind jedoch Abnormitäten, die wohl auf endogenen Störungen im Hormonhaushalt des betreffenden Tieres beruhen. Sie können jedoch auch durch exogene Faktoren (z. B. abnormen Wechsel klimatischer Bedingungen) ausgelöst werden, wie JACZEWSKI (1954) nachweisen konnte, der durch künstliche Verkürzung des Tageslichtes und darauffolgender plötzlicher Verlängerung während der Phase des Geweihwachstums Rothirsche dazu bringen konnte, innerhalb von 12 Monaten 3 Geweihzyklen durchzumachen. BUBENIK (1966) konnte auf ähnliche Weise 6 Jahre hindurch von einem Rehbock 2 Gehörne pro Jahr erhalten.

Das Normale ist jedenfalls für alle Hirscharten, auch die tropischen, ein einmaliger jährlicher Geweihwechsel, wie ihn auch alle im Tierpark Berlin beobachteten Hirschindividuen zeigten. Dabei fällt der Beginn des Geweihfegens etwa mit dem Anfang der Brunft zusammen, während der Geweihabwurf gegen Ende oder erst nach Abklingen der Brunft erfolgt.

Die an unseren Tieren gesammelten Beobachtungen sind, von den Jahren 1955 bis 1965 vereinigt, in Abb. 1 dargestellt, um zu zeigen, inwieweit eine jahreszeitliche Abhängigkeit besteht. Es gibt hierbei ein senkrechter Strich den Beginn des Fegens bzw. den Abwurf des Geweihes an. Folgte der Abwurf beider Geweihstangen ein und desselben Tieres im Abstand von wenigen Tagen oder kürzer aufeinander, so wurde das nur durch einen Strich angegeben. Lag mehr Zeit dazwischen, wie es ausnahmsweise vorkommt, wurde an beiden Terminen ein Strich eingezeichnet. Die dritte Spalte gibt an, zu welchen Zeiten Brunfterscheinungen zu beobachten waren, die sich bekanntlich beim männlichen Hirsch in verstärkter Angriffslust, Treiben der Weibchen und eventuell häufigem Urinieren und Suhlen äußern. Senkrechte Striche in dieser Spalte bedeuten Tage, an denen ein oder mehrere Deckakte beobachtet wurden, waagerechte Striche geben an, daß Brunftrufe zu hören waren.

Obwohl die Werte meist nur von einem oder wenigen Individuen erhalten werden konnten, macht die Übersicht doch bereits deutlich, daß bei den meisten Arten die einzelnen mit der Brunft zusammenhängenden Erscheinungen zwar an bestimmte Jahreszeiten gebunden sind, daß sie aber dennoch eine verhältnismäßig große zeitliche Variabilität zeigen. Ausgesprochen tropische Hirschformen können die meiste Zeit des Jahres über brunftig sein, sofern nicht allzu kalte Witterung herrscht *(Muntiacus muntjac, Cervus nippon pseudaxis, Axis axis, Rusa unicolor)*. Beim Axis sind zudem auch die Fegetermine über einen sehr großen Zeitraum verteilt.

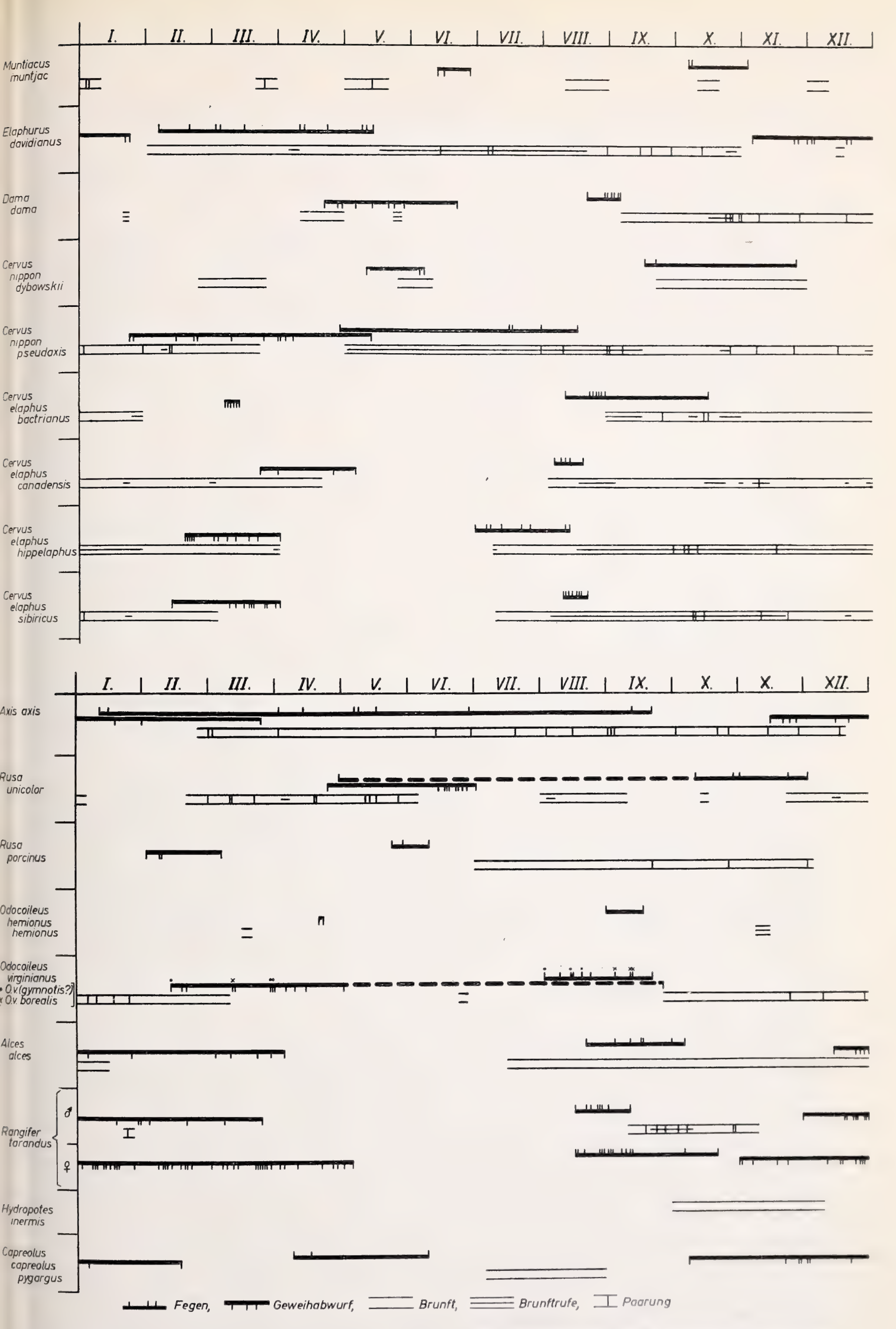


Abb. 1. Jahreszeitliche Verteilung der Fegedaten, Geweihabwürfe und Brunfterscheinungen. Unterbrochene Linien geben an, daß es sich vermutlich um Ausnahmen handelt

Tabelle 2

Mittlere Dauer zwischen Fegen und Abwurf des Geweihes

Art	Dauer	Art	Dauer
Alces alces	4,3 Monate	*Cervus elaphus hippelaphus*	7,7 Monate
Rangifer tarandus ♂	4,3 Monate	*Muntiacus muntjac*	8,0 Monate
Rangifer tarandus ♀	5,0 Monate	*Cervus elaphus canadensis*	8,3 Monate
Cervus elaphus bactrianus	6,3 Monate	*Dama dama*	8,3 Monate
Cervus elaphus sibiricus	7,0 Monate	*Cervus nippon pseudaxis*	8,3 Monate
Cervus nippon dybowskii	7,3 Monate	*Rusa unicolor*	8,3 Monate
Odocoileus virginianus	7,3 Monate	*Rusa porcinus*	8,7 Monate
Capreolus capreolus pygargus	7,3 Monate	*Elaphurus davidianus*	8,7 Monate
Odocoileus hemionus	7,7 Monate		

Grenzt man die Dauer der Brunftzeit rechnerisch ab als mittleren Abstand zwischen Fege- und Abwurfperiode, was weitgehend den Beobachtungen entspricht, so erhält man die in Tab. 2 aufgeführten Werte. Danach haben diejenigen Hirscharten, die in nördlichen Gebieten beheimatet und somit stärkeren jahreszeitlichen Wechseln unterworfen sind, eine kürzere und genauer festgelegte Brunftzeit. Dies ist verständlich, wenn man bedenkt, daß die Jungenaufzucht bei diesen Tieren ebenfalls nur in einer knapp bemessenen Periode mit günstiger Witterung gelingen kann, während in den Tropen das Aufbringen der Jungen jederzeit möglich ist. Bemerkenswert ist, daß bei den tropischen Hirschen auch unter unseren Klimabedingungen eine so lange Brunftperiode erhalten bleibt.

In Tab. 2 wurde der Axishirsch nicht mit aufgeführt, da bei ihm wegen der weiten Streuung der Fegetermine eine Berechnung nach obiger Methode wenig sinnvoll ist. Aus Abb. 1 geht aber an Hand der zahlreichen Decktermine hervor, daß seine Brunft mit Ausnahme der strengsten Wintermonate das ganze Jahr über währt. Der Axishirsch wäre also in Tab. 2 weit unten einzufügen, wo man ihn ja auch erwarten würde.

Zur Zeit noch nicht zu klären ist die ziemlich lange Brunftzeit des Wapiti, zumal wenn man ihn mit dem Altai-Maral vergleicht. Da die Wapiti-Werte von einem einzigen Exemplar gewonnen wurden, bestünde die Möglichkeit, daß es sich um eine individuelle Eigenart handelt. Zuckerman (1953) gibt für das östliche Nordamerika den September als Hauptbrunftzeit an; Mohr (1932) berichtet über Paarungen im März.

Auch vom Davidshirsch hätte man eine kürzere Zeit erwartet. Hier wäre in Erwägung zu ziehen, daß durch die lange Haltung in Gefangenschaft eine Verlängerung der Brunftzeit erfolgt sein könnte.

Die Brunftzeit des Muntjaks hingegen erscheint etwas zu kurz.

Verfolgt man die Daten des Fegens und des Geweihabwurfes von einem Individuum über mehrere Jahre, so sieht man, daß sie durchaus nicht immer auf etwa ein und denselben Termin fallen, sondern um Wochen oder sogar Monate differieren. Die Ursachen hierfür sind noch nicht bekannt. Krumbiegel (1954/55) gibt für den Rothirsch an, daß früh einsetzende Kälte Brunft und Geweihabwurf vorverlege. Die Temperatur kann jedoch nicht der allein wirksame Faktor sein, sonst stände zu erwarten, daß in manchen Jahren die Brunft bei mehreren Arten gleichsinnig vorverlagert oder zurückverlagert ist, was wir nicht beobachten konnten. Bestimmt spielen neben dem Ernährungszustand und dem Alter des Tieres auch individuelle Eigentümlichkeiten eine Rolle. Bubenik (1966) führt an, daß bei jungen, noch heranwachsenden Hirschen sowie bei mangelhafter Ernährung oder Krankheit die Vorabwurfperiode, d. h. die Zeitspanne zwischen Brunft und Geweihabwurf verlängert ist.

In Abb. 2 sind die Abwurf- und Fegedaten einiger Hirschindividuen in Abhängigkeit vom Lebensalter dargestellt. Hieraus ist zu entnehmen, daß — von einer gewissen

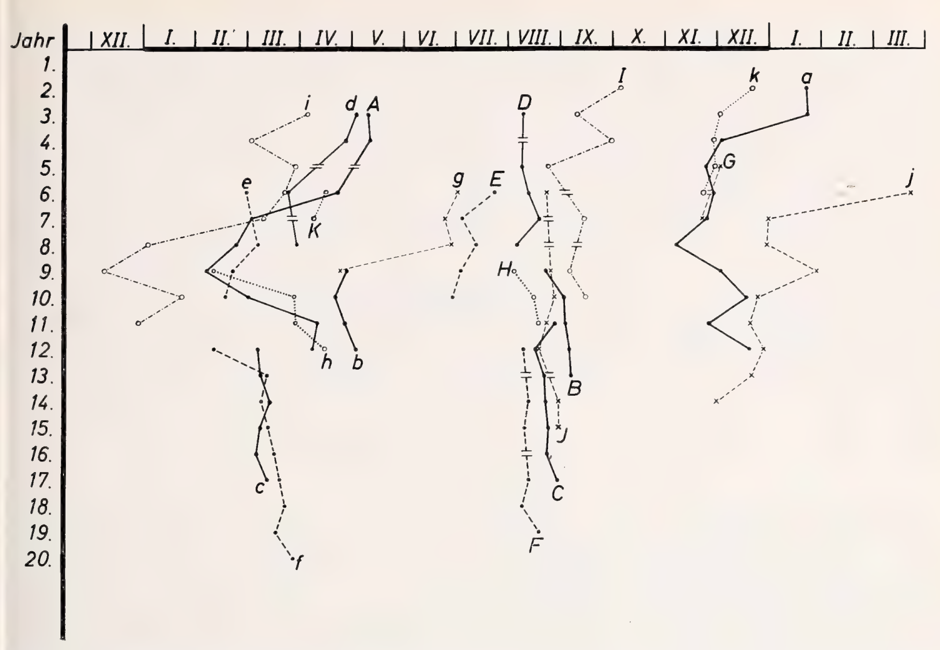


Abb. 2. Fege- und Geweihabwurfdaten einzelner Hirschindividuen in Abhängigkeit vom Lebensalter. Um auch die Daten, die um den Jahreswechsel herum liegen, anschaulich darstellen zu können, mußte die Monatsskala verlängert werden. Der links angefügte Monat gilt sinngemäß für das vorhergehende Jahr, die rechts angefügten Monate für das nachfolgende Jahr. In den mit = gekennzeichneten Jahren fegten die Hirsche ebenfalls bzw. warfen das Geweih ab, jedoch fehlt hier leider die genaue Datumsangabe.
Aa = *Elaphurus davidianus,* Bb = *Dama dama* *, Cc = *Cervus elaphus bactrianus* *, Dd = *Cervus elaphus canadensis,* Ee = *Cervus elaphus hippelaphus,* Ff = *Cervus elaphus sibiricus* *, Gg = *Rusa unicolor* *, Hh = *Odocoileus virginianus (gymnotis?)* *, Ii = *Alces alces,* Jj = *Rangifer tarandus* ♂ *, Kk = *Capreolus capreolus pygargus* — Große Buchstaben = Beginn des Fegens, kleine Buchstaben = Abwurf der ersten Geweihstange
Bei den mit * bezeichneten Individuen konnte nur das bei der Ankunft geschätzte Alter zugrunde gelegt werden (Grummt, mündl. Mitt.), da exakte Geburtsdaten nicht zu ermitteln waren. Selbst wenn man berücksichtigt, daß dies nur mit einer Genauigkeit von ± 1 bis 2 Jahren möglich ist, beeinträchtigen diese etwaigen Abweichungen die grundsätzliche Aussage des Diagramms nicht.

Streuung abgesehen — mit zunehmendem Alter eine Vorverlagerung der genannten Daten stattfindet, die zwischen dem 7. und 10. Jahr ihr Maximum erreicht. Danach wird die Tendenz rückläufig, d. h. die Daten fallen wieder auf spätere Termine. Lediglich bei unserem Rentier-Männchen scheint das Maximum erst in höherem Alter erreicht zu werden. Leider ist die Zahl der in Abb. 2 festgehaltenen Beobachtungen nicht sehr groß. Immerhin hat es den Anschein, als wenn die Individualzyklen der Hirsche nicht mit dem Ablauf der Jahre synchron gehen, sondern daß die Perioden in der ersten Lebenshälfte kürzer und in der zweiten länger als ein Jahr sind. Es wäre wünschenswert, den Sachverhalt an einem umfangreicheren Material nachzuprüfen.

Setzzeit

In Abb. 3 ist eine Übersicht über die jahreszeitliche Verteilung der Geburten gegeben. Zur Ergänzung und zum Vergleich sind die von Zuckerman (1953) an einem großen Material ermittelten Zeitspannen mit eingetragen. Wie zu erwarten, stimmen beide

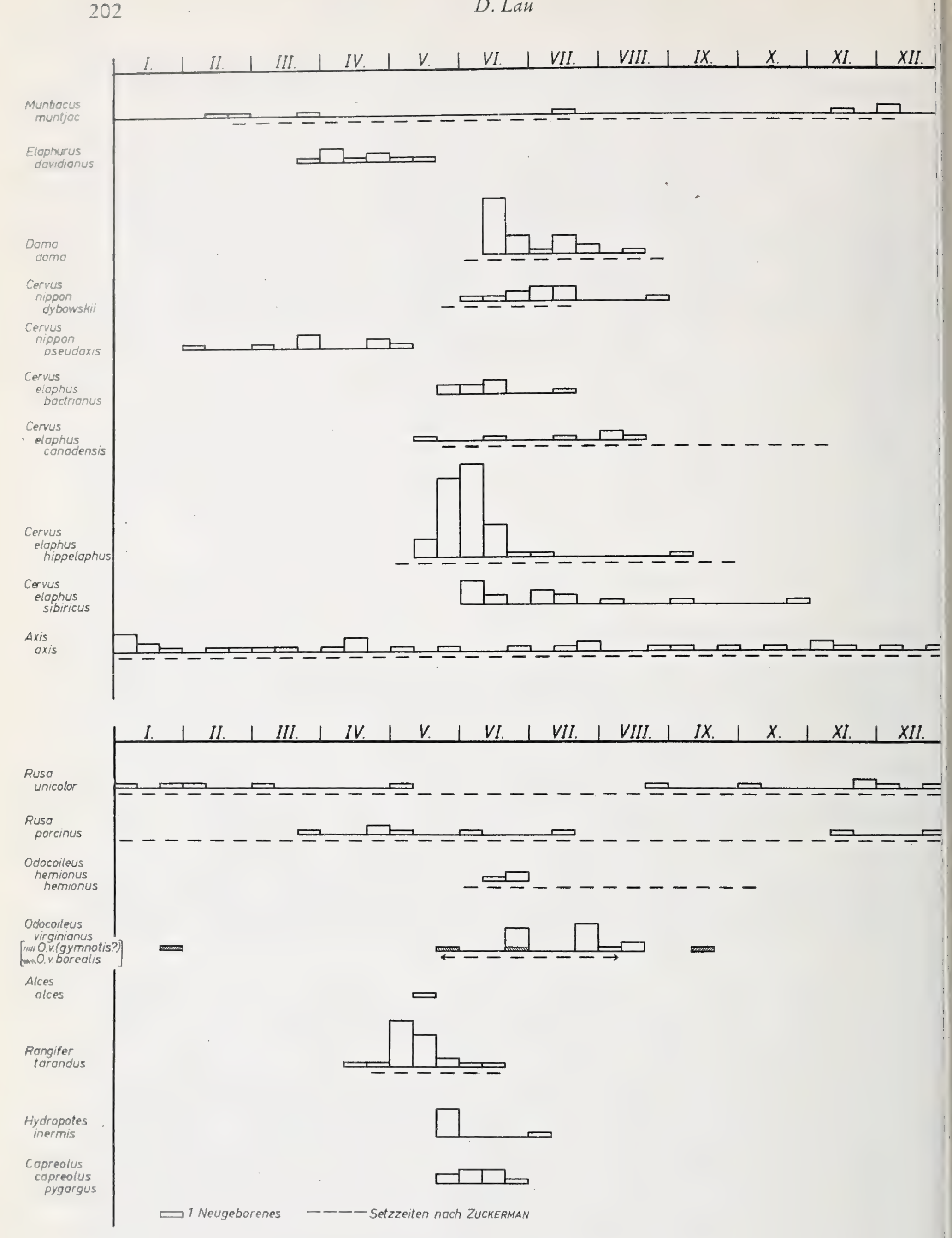


Abb. 3. Jahreszeitliche Verteilung der Geburten (Aufnahme: D. LAU)

Aufstellungen recht gut überein. Die Verteilung der Geburtstermine über das ganze Jahr bei Axis, Muntjak, Schweinshirsch und Sambar bestätigt diese als tropische Arten. Verwunderlich ist die recht kurze Setzzeit des Vietnam-Sika, zumal wenn man berück-

sichtigt, daß Paarungen über einen langen Zeitraum hin notiert werden konnten. Allerdings muß dazu einschränkend bemerkt werden, daß wir in unserer Sika-Herde ein Weibchen haben, welches sich zwar oft decken läßt, bisher aber noch niemals Junge gebracht hat. Trotzdem ist auf Grund der langen Spanne, während der der Vietnam-Sika sein Geweih trägt, und der lang andauernden Brunft eine längere Setzzeit dieser tropischen Art zu erwarten. Hierüber müssen weitere Beobachtungen Klarheit bringen.

Interessant ist, daß beim Kuba-Virginiahirsch, *Odocoileus virginianus (gymnotis?)*[1], die Geburtstermine viel weiter auseinander liegen als bei den weiter nördlich vorkommenden Virginia-Unterarten.

Feststellungen über Trächtigkeitsdauern konnten leider von keiner Art gemacht werden, da im Tierpark Berlin die männlichen Hirsche das ganze Jahr über mit den Weibchen vergesellschaftet sind. Angaben über Tragzeiten von Cerviden finden sich bei Heinroth (1944), Prell (1939) und Zuckerman (1953).

Geburtsverlauf

Über den Verlauf der Geburt im einzelnen fehlen uns noch viele Angaben. Das, was in der Literatur darüber zu finden ist, sind meist Einzelbeobachtungen, die noch keine Verallgemeinerung erlauben. Vergleichende Erörterungen über die Geburt der Säugetiere überhaupt und damit auch der Hirsche finden sich bisher lediglich bei Slijper (1960). Man ersieht aber gerade aus dieser umfangreichen Arbeit, daß unsere Kenntnisse von vielen mit der Geburt zusammenhängenden Einzelheiten noch lückenhaft sind. Es hat deshalb, wie auch Naaktgeboren & Vandendriessche (1962) äußern, jede Schilderung auch einzelner, genau beobachteter Geburten ihren Wert und ihre Berechtigung, da unmöglich von einer Stelle allein so viele Beobachtungen zusammengebracht werden könnten, daß sie für einen umfassenden Vergleich ausreichten. Daß man auf der Suche nach derartigen Berichten selbst das populärwissenschaftliche Schrifttum z. T. mit heranziehen kann, zeigen die Veröffentlichungen von Dathe (1961) über ein Muffeltier und Petzold (1963) über ein Nellorezebu bei der Geburt.

Eine recht ausführliche Studie mit genauen Protokollen über die Geburt bei Reh- und Rotwild lieferte Bubenik (1965). Über die Zwillingsgeburt von Maultierhirschen berichten Voss (1965) und Haensel (1966).

Einer Beobachtung des Geburtsverlaufes stehen insofern gewisse Schwierigkeiten entgegen, als es vielen Muttertieren möglich ist, die Geburt für einige Zeit zurückzuhalten, wenn sie sich beobachtet fühlen. Auf diesen Umstand, der nicht nur für Hirsche, sondern für Säuger überhaupt zu gelten scheint, hat bereits Slijper (1960) hingewiesen. Bereits die Anwesenheit des vertrauten Pflegers genügt unter Umständen, eine Geburtsverzögerung zu bewirken. Sobald das hochträchtige Tier sich dann endlich ungestört glaubt, geht die Geburt vor sich, und wenn man dann nach einer Weile wieder nachsieht, steht man meist vor vollendeter Tatsache. Außerdem finden — wahrscheinlich gerade weil die Tiere dann die meiste Ruhe haben — viele Geburten in den Nachtstunden statt, und der Pfleger kann bei Dienstbeginn lediglich daraus, ob das Junge bereits trocken geleckt worden ist oder nicht, Vermutungen über die Geburtsstunde anstellen. Weiterhin ist zu berücksichtigen, daß bei normaler Vorderendlage des Fetus der Geburtsvorgang oft sehr rasch abgeschlossen ist und deshalb unbeobachtet bleibt. Treten dagegen Geburtsschwierigkeiten auf, so dauert der ganze Vorgang länger und wird schließlich doch bemerkt und notiert. Häufig macht sich dann sogar ein Eingreifen des Tierarztes notwendig.

[1] Unsere aus Kuba stammenden Exemplare gehören vermutlich der Subspezies *gymnotis* an; vgl. Petzold (1965).

Tabelle 3

Geschlecht	Geburtsstunde	Geburtsgewicht
Muntiacus muntjac		
0,1		1,32 kg
1,0		1,42 kg
0,1	12.10	
Elaphurus davidianus		
0,1	16.15	
1,0	9.30	
0,1	später Abend	
0,1	nachts	
1,0	11.45	
1,0	12.05	
Dama dama		
1,0	21.15	
0,1	14.15	
1,0	19.30	
0,1	20.00	
0,1	16.45	
1,0	12.30	
1,0	18.15	
1,0	11.00	
1,0	14.00	
1,0	13.30	
1,0	11.30	
1,0	12.10	
0,1	12.30	
0,1	8.30	3,2 kg
1,0	9.10	
1,0	19.00	
1,0	7.30	
Cervus nippon dybowskii		
0,1	19.00	
1,0	15.30	
0,1	17.15	2,4 kg
0,1	6.00	
0,1	14.00	
Cervus nippon pseudaxis		
1,0	nachts	
1,0	nachts	
1,0		2,520 kg
0,1	15.30	
Cervus elaphus bactrianus		
0,1	14.15	
0,1	13.00	
1,0	15.00	
1,0	10.00	
1,0	19.30	
0,1	7.00	
Cervus elaphus canadensis		
0,1	17.00	
0,1	nachts	
1,0	nachts	
1,0	mittags	
Cervus elaphus hippelaphus		
1,0	17.15	
1,0	16.20	
1,0	6.40	
1,0		9,1 kg
0,1		8,1 kg
0,1		7,77 kg
0,1	19.50	
1,0	12.30	
1,0	13.00	
0,1	13.30	
0,1	15.30	
0,1	morgens	
1,0	15.30	
1,0	10.45	
0,1	7.00	
0,1	14.15	
1,0	18.00	
0,1	10.50	
1,0	8.10	
1,0		8,70 kg
0,1	9.30	
0,1	11.00	
1,0	nachts	
1,0	17.00	
0,1	18.00	
Cervus elaphus sibiricus		
1,0	12.00	9,20 kg
0,1	19.00	
0,1	frühmorgens	
1,0	20.00	
0,1	17.15	
0,1	17.00	
0,1	nachmittags	
Axis axis		
0,1	12.30	
0,1		1,55 kg (Totgeburt)
0,1		3,32 kg (Totgeburt)
0,1		3,45 kg (Totgeburt)
0,1	14.00	
1,0	15.00	
1,0	11.00	
0,1	8.00	
1,0		3,45 kg (Totgeburt)
1,0	mittags	
0,1	12.30	
1,0	13.00	
0,1	11.30	
Rusa unicolor		
0,1	14.00	
1,0	5.30	

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Geschlecht	Geburtsstunde	Geburtsgewicht
Rusa unicolor		
1,0	7.45	
0,1	nachts	
1,0	14.10	
1,0	11.00	
Rusa porcinus		
1,0	nachts	2,70 kg (Totgeburt)
1,0	nachts	
0,1	10.00	
0,1	10.00	
Odocoileus hemionus		
0,1	morgens	
0,2	16.20 u. 16.50	
Odocoileus virginianus		
0,1	8.00	
1,0	nachts	2,61 kg
1,0	nachts	
1,1	nachts	
2,0	nachts	
0,1	11.20	
1,0	12.00	
Alces alces		
0,1	21.00	9,35 kg (Totgeburt)

Geschlecht	Geburtsstunde	Geburtsgewicht
Rangifer tarandus		
0,1		2,94 kg (Totgeburt)
0,1		5,59 kg
1,0		3,81 kg
0,1		6,36 kg
0,1		4,63 kg
0,1	nachts	
1,0		5,84 kg (Totgeburt)
1,0	nachts	6,70 kg
0,1	9.15	
1,0	11.00	7,42 kg
1,0	18.35	6,57 kg
1,0	9.50	6,19 kg
0,1	7.30	
1,0	7.30	
1,0	frühmorgens	
0,1	nachts	
0,1	spätabends	
Hydropotes inermis		
1,0		0,910 kg
Capreolus capreolus pygargus		
0,1	10.00	1,96 kg
1,1	16.00	
1,0	14.00	

Aus den eben genannten Gründen kann man eine Erhebung über Geburtszeiten und Geburtslagen nur mit gewissen Vorbehalten machen. Trotzdem seien die im Tierpark Berlin notierten Zeiten hier zusammengestellt, da solche Angaben bisher kaum veröffentlicht wurden (Tab. 3). Auf alle Fälle ist zu erkennen, daß alle Tageszeiten für eine Geburt in Betracht kommen können. Soweit wir Geburtsgewichte ermitteln konnten, sind sie mit beigefügt worden. Eine Übersicht über die gefundenen Geburtslagen wird an anderer Stelle zusammen mit entsprechenden Angaben über andere Tierarten veröffentlicht werden.

Beim Herannahen der Geburt wird das Weibchen unruhig. Es läuft hin und her, sucht sich dann meist etwas abseits einen Platz und legt sich hin. Hier bleibt es aber nicht ununterbrochen liegen, sondern steht auch während der Eröffnungs- und Austreibungsphase noch mehrmals wieder auf.

Gewiß bereitet der Geburtsvorgang der Hirschkuh Schmerzen. Bubenik (1965) beschreibt in diesem Zusammenhang Klagen beim Rehwild und Stöhnen beim Rotwild. Slijper (1960) erwähnt Schmerzäußerungen bei einer Wapitikuh. Im Tierpark Berlin konnten bei Damhirschen fiepende und keuchende Laute und bei Rentieren Keuchen während der Geburt registriert werden. Ein Muntjak-Weibchen verdrehte einige Male wie im Schmerz den Kopf, als besonders starke Wehen auftraten.

Die Geburt selbst erfolgt in den meisten Fällen im Liegen. Das Muttertier steht im allgemeinen sogleich nach dem Austreten des Jungen auf, wobei die Nabelschnur ab-

reißt. Gelegentlich findet die Geburt aber auch im Stehen statt, und das Junge fällt herab, wie wir es bei einem Damhirsch beobachten konnten.

Das Weibchen beleckt während der Austreibungsperiode viel die geschwollene Scheide und ebenfalls die austretende Fruchtblase. Es versucht häufig, die Fruchtblase aufzureißen, und leckt dann das Fruchtwasser auf, nicht nur beim Herausfließen, sondern eventuell anschließend auch vom Boden.

Die Austreibungsphase, die man vom Erscheinen der Fruchtblase bis zum völligen Ausstoßen des Jungen rechnet, kann unterschiedlich lang sein. Gewöhnlich dauert sie bei normaler Vorderendlage des Jungen 20 bis 60 Minuten. Bei abnormer Lage des Fetus (z. B. bei Steißlagen) und ebenfalls bei geschwächten Muttertieren kann jedoch der Geburtsverlauf erheblich verzögert sein und schließlich das Eingreifen des Tierarztes erforderlich machen. Wir konnten folgende Zeiten für die Austreibungsphase protokollieren:

Muntiacus muntjac	20 Minuten	*Cervus elaphus hippelaphus*	(300 Minuten)
Elaphurus davidianus	(180 Minuten)	*Cervus elaphus hippelaphus*	30 Minuten
Dama dama	(100 Minuten)	*Cervus elaphus hippelaphus*	55 Minuten
Dama dama	195 Minuten	*Rangifer tarandus*	(50 Minuten)
Dama dama	125 Minuten	*Rangifer tarandus*	(165 Minuten)
Cervus elaphus canadensis	120 Minuten	*Capreolus capreolus pygargus*	(130 Minuten)
Cervus elaphus hippelaphus	30 Minuten		

Die in Klammern gesetzten Zeiten bedeuten, daß schließlich Geburtshilfe durch den Tierarzt stattfand. Weitere Angaben finden sich bei Slijper (1960) und Bubenik (1965).

Verhalten nach der Geburt

Sofort nach der Geburt beginnt das Muttertier, das Junge trockenzulecken und dabei auch Reste der Eihäute zu entfernen und aufzufressen. Besonders intensiv wird meist der After des Jungen beleckt und dabei anscheinend auch das vom Jungen abgegebene Darmpech aufgenommen. Die Mutter kann das Belecken des Jungen im Stehen ausführen, legt sich aber auch, da geschwächt, häufig hin und leckt im Liegen.

Das Abstoßen der Nachgeburt kann bereits etwa 20 Minuten nach der Geburt erfolgen, eventuell aber auch erst Stunden danach. Wir notierten folgende Zeiten:

Elaphurus davidianus	180 Minuten	*Rusa unicolor*	63 Minuten
Elaphurus davidianus	70 Minuten	*Rusa porcinus*	165 Minuten
Dama dama	20 Minuten		

Nicht in jedem Fall wird die Nachgeburt von der Mutter verzehrt; häufig frißt sie nur Teile davon.

Das Jungtier macht im allgemeinen schon etwa 10 Minuten nach der Geburt Aufstehversuche, von denen die ersten noch nicht erfolgreich sind. Nach unseren Beobachtungen gelingt es den Jungtieren meistens nach 15 bis 30 Minuten, das erste Mal zu stehen; nur bei Schwächlingen dauert es länger:

Muntiacus muntjac	25 Minuten	*Cervus elaphus hippelaphus*	15 Minuten
Elaphurus davidianus	30 Minuten	*Cervus elaphus hippelaphus*	15 Minuten
Elaphurus davidianus	180 Minuten	*Rusa unicolor*	115 Minuten
Elaphurus davidianus	30 Minuten	*Odocoileus virginianus*	15 Minuten
Dama dama	15 Minuten		
Dama dama	15 Minuten		
Cervus elaphus bactrianus	15 Minuten		



Abb. 4. Neugeborenes weibliches Rentier saugt im Liegen bereits 15 Minuten nach der Geburt (Aufnahme: D. LAU)

Von besonderer Wichtigkeit für den Tiergärtner ist der Zeitpunkt, an dem das Junge das mütterliche Euter gefunden hat und zum ersten Mal saugt. Erst dann kann man gewiß sein, daß die Mutter ihr Kind auch wirklich angenommen hat. Meistens findet bereits der erste Saugakt im Stehen statt; in einigen Fällen liegen jedoch Mutter und Junges dabei (beobachtet bei Muntjak, Damhirsch, Rentier). Nach unseren Erfahrungen legt sich die Mutter nicht, um einem zu schwachen Jungtier etwa das Saugen zu erleichtern, sondern sie legt sich hin, wenn sie selbst zu schwach ist. Später wird ohnehin nur im Stehen gesäugt. Natürlich ist es dem neugeborenen Kalb eher möglich, an der liegenden Mutter zu saugen, als wenn diese schon steht. So schob sich beispielsweise ein durch den Tierarzt geholtes, neugeborenes Rentier zur geschwächt daliegenden Mutter hin, fand sehr schnell das Euter und saugte bereits 15 Minuten nach der Geburt zum ersten Male mit Erfolg, ohne überhaupt schon gestanden zu haben (Abb. 4). Im einzelnen beobachteten wir den ersten Saugakt nach Ablauf folgender Zeiten (gerechnet von der Geburt ab):

Muntiacus muntjac	30 Minuten, im Liegen
Elaphurus davidianus	60 Minuten
Elaphurus davidianus	200 Minuten
Elaphurus davidianus	60 Minuten
Dama dama	25 Minuten, im Liegen
Dama dama	25 Minuten, im Stehen
Cervus nippon pseudaxis	40 Minuten
Cervus elaphus hippelaphus	30 Minuten, im Stehen
Cervus elaphus hippelaphus	75 Minuten
Cervus elaphus hippelaphus	25 Minuten
Cervus elaphus hippelaphus	45 Minuten
Axis axis	180 Minuten
Rusa unicolor	60 Minuten
Rusa unicolor	122 Minuten
Rusa porcinus	45 Minuten
Rangifer tarandus	15 Minuten, im Liegen.

Im allgemeinen säugen die Hirschmütter nur ihre eigenen Kinder. Es kommt jedoch vor, daß einzelne Mütter auch fremde Junge dulden. So beobachteten wir einen Fall

beim Rothirsch, wo außer dem eigenen noch 2 fremde Kälber gleichzeitig saugten, obwohl sich deren Mütter im selben Gehege aufhielten. Ähnlich war es bei einer Axiskuh, bei der sich neben dem einen eigenen noch 2 fremde, ältere Kälber einfanden.

In den ersten Tagen liegen die Jungen die meiste Zeit und suchen sich dazu Örtlichkeiten mit möglichst guter Deckung aus. So fanden wir sie meist im offenstehenden Stall oder zwischen Reisighaufen versteckt, die wir eigens zu diesem Zwecke ins Gehege gebracht hatten. In einer ganzen Anzahl von Fällen verließen die Jungen aber auch das Gehege gänzlich, sofern die Einfriedung das zuließ, und legten sich bis zu 100 m entfernt im dichten Unterwuchs nieder. Sie kamen dann nur von Zeit zu Zeit auf den Ruf der Mutter ins Gehege zurück, wurden gesäugt und entfernten sich dann wieder [siehe Dathe (1966)]. Das Interessante hieran ist, daß die Jungtiere sich also selbst von der Mutter fortbegeben und nicht etwa von ihr an einem ganz bestimmten Platz zurückgelassen werden. In freier Natur wird es wohl so sein, daß das Muttertier nur ungefähr die Stelle kennt, an der sich das Junge befindet. Die Mutter wird von Zeit zu Zeit dort in die Nähe zurückkehren und nach dem Jungen rufen.

Die erste feste Substanz, die die jungen Hirsche zu sich nehmen, ist kein Futter, sondern Erdreich. Wir machten diese Beobachtung bisher bei Davidshirsch, Damhirsch, Vietnam-Sika, Axis, Virginiahirsch und Rentier. Die Jungtiere fressen bereits im Alter von 1 bis 3 Tagen das erste Mal Erdreich und können das auch in den ersten Tagen darauf noch wiederholen. Besonders auffällig ist das Sandfressen immer dann, wenn man die Mutter mit dem Neugeborenen einige Tage im Stall eingesperrt gehalten hat und schließlich ins Freigehege läßt. Oft beginnt dann das Junge schon nach wenigen Minuten, Erdreich zu fressen. Bei einem Davidshirsch erschien es uns, als ob es magenfüllende Mengen waren. Irgendwelche Verdauungsbeschwerden haben sich daraus nie ergeben. Es scheint vielmehr eine durchaus naturgemäße Verhaltensweise vorzuliegen, zumal Ähnliches auch von anderen Jungtieren bekannt ist. Wir beobachteten es bei jungen Elenantilopen, Gewalt (1964) bei einem jungen Gorilla, Fischer (1965) bei jungen Schopfgibbons, Hediger (1942, 1949) und Krott (1964) bei jungen Elchen und Bubenik (1965) am 9. und 10. Tag bei Rehkitzen. Vielleicht steht das Aufnehmen größerer Mengen Erde damit in Zusammenhang, die Darmperistaltik und gegebenenfalls die Rumination anzuregen. Sicher hat es einen Einfluß auf die Darmflora. Eventuell spielt auch ein Mineralstoffbedürfnis eine Rolle. Ob bestimmte Erdarten bevorzugt aufgenommen werden, ließ sich leider nicht ermitteln, da der Boden aller unserer Gehege gleichermaßen aus Sand besteht.

Zum Abschluß seien zur besseren Veranschaulichung noch einige Protokolle von Geburtsabläufen angefügt:

Geburtsabläufe

Muntiacus muntjac, 3. 12. 1959

11.30 Uhr Das im geheizten Stall eingesperrte Weibchen steht kurz vor dem Kalben. Es läuft unruhig im Stall umher. Körper am Becken stark eingefallen. Scheide rot und geschwollen.

11.35 Uhr Starke Wehen sind zu beobachten. Das Tier steht. Es verdreht den Kopf und hat die Voraugendrüsen weit geöffnet.

11.40 Uhr Flüssiges Sekret tritt aus der Scheide. Im Leib des Tieres sind starke Bewegungen zu beobachten. Scheide wird beleckt.

11.45 Uhr Weibchen legt sich hin und preßt.

11.50 Uhr Weibchen steht auf und beleckt in kurzen Abständen die Scheide. Dann steht es wie vor sich hindösend da und macht keine Anstrengungen.

11.55 Uhr Stehend. Scheide ist weit geöffnet. Weibchen beleckt Scheide und Hinterbeinschenkel. Das Junge scheint im Körper der Mutter die Lage zu wechseln. Weibchen beleckt schließlich die steinerne Stallwand.

12.00 Uhr Liegend. Weibchen streckt Hinterbeine von sich und preßt.

12.02 Uhr Weibchen erhebt sich wieder. Es verdreht den Kopf wie vor Schmerz. Es steht mit leicht eingewinkelten Hinterbeinen da und preßt. Scheide wird wiederholt beleckt.

12.05 Uhr Die beiden Vorderläufe des Kalbes werden sichtbar und schieben sich etwa 5 cm weit aus der Scheide heraus.

12.07 Uhr Weibchen legt sich hin. Es liegt auf der rechten Körperseite, mit dem Kopf zum Stallfenster hin. Durch starkes Pressen wird das Junge weiter herausgetrieben. Die Voraugendrüsen der Mutter sind weit geöffnet.

12.10 Uhr Die Geburt ist vollzogen (normale Vorderendlage). Mutter hebt linkes Hinterbein hoch und beleckt liegend das Kalb. Sie frißt dabei die Eihülle.

12.15 Uhr Mutter steht auf, beleckt das Kalb. Nach wenigen Augenblicken legt sie sich wieder hin. Sie beleckt den After des Kalbes. Danach beleckt sie am eigenen Körper Scheide, Gesäuge und linken Hinterlauf.

12.20 Uhr Kalb stößt piepsende Laute aus. Mutter wendet das Kalb mit der Schnauze etwas und beleckt es auf der anderen Körperseite.

12.30 Uhr Mutter steht. Kalb macht erste Stehversuche.

12.35 Uhr Kalb steht.

12.40 Uhr Mutter liegt auf der rechten Seite und hat das linke Hinterbein angewinkelt. Kalb saugt, dabei auf den Vorderläufen liegend, auf den Hinterbeinen stehend.

12.45 Uhr Mutter und Kalb liegen und ruhen.

12.50 Uhr Mutter und Kalb stehen. Mutter massiert durch Lecken den After des Kalbes. Dann legt sie sich wieder hin. Kalb läuft durch die halbe Boxe und kehrt sofort wieder zur Mutter zurück.

12.55 Uhr Mutter liegt auf der rechten Seite. Kalb sucht nach der Milchquelle in halbliegender Stellung (auf den Vorderläufen liegend, auf den Hinterbeinen stehend). Es saugt.

13.00 Uhr Mutter steht und harnt. Sie leckt etwas Urin auf. Dann stampft sie drohend mit dem Vorderlauf auf.

13.05 Uhr Kalb sucht stehend bei der ebenfalls stehenden Mutter nach dem Gesäuge.

13.10 Uhr Mutter liegt; Kalb steht.

13.15 Uhr Mutter liegt auf der linken Seite. Kalb liegt ebenfalls und saugt im Liegen. Mutter beleckt den After des Kalbes.

Beobachtung unterbrochen.

14.15 Uhr Beide Tiere stehen. Kalb saugt. Mutter beleckt währenddessen den After des Kalbes.

14.25 Uhr Kalb macht erste Sprungversuche. Mutter frißt Nachgeburt.

14.30 Uhr Kalb und Mutter stehen. Kalb saugt ca. 2 Minuten lang. Mutter zieht Rest der Nachgeburt aus der Scheide und frißt ihn auf.

14.35 Uhr Kalb ruht. Mutter liegt; sie massiert das Gesäuge durch kräftiges Belecken. Dann zieht sie liegend stückweise die Nachgeburt aus der Scheide, beißt sie ab und frißt sie. Mutter liegt dabei auf der linken Körperseite mit angehobenem rechten Hinterlauf und fährt mit der Schnauze unter dem Bein hindurch zur Scheide.

14.45 Uhr Kalb läuft im Stall auf und ab.

15.00 Uhr Kalb wandert mit piepsenden Tönen durch die Boxe, sucht an der liegenden Mutter das Gesäuge, findet es, läßt aber sofort wieder davon ab.

15.05 Uhr Beide Tiere ruhen.

Beobachtung beendet. Das Kalb ist ein Weibchen.

Elaphurus davidianus, 13. 4. 1964

7.30 Uhr Schleim tritt aus der Scheide. Fruchtblase ist zu sehen.

8.30 Uhr Fruchtblase ist aufgerissen. Weibchen hält den Schwanz weit ab und beleckt die Scheide. Das Tier steht noch immer.

9.30 Uhr Weibchen liegt ruhig. Wehen sind nicht zu erkennen.

10.45 Uhr Die Fußspitzen des Kalbes sind zu sehen.

11.00 Uhr Das Weibchen steht. Die Fußspitzen des Kalbes sind wieder verschwunden. Das Weibchen ist ruhig und preßt kaum.

11.30 Uhr Geburtshilfe durch den Tierarzt (normale Vorderendlage). Das Junge ist ein Männchen. Die Mutter beginnt sogleich, das Kalb trockenzulecken.

12.00 Uhr Kalb versucht aufzustehen.
14.30 Uhr Nachgeburt ist abgegangen. Kalb steht.
14.50 Uhr Kalb saugt.

Dama dama, 12. 8. 1961

14.00 Uhr Fruchtblase wird sichtbar und platzt.
15.20 Uhr Aus der Scheide tropft Schleim.
15.30 Uhr Weibchen frißt Heu.
15.38 Uhr Weibchen steht und lauscht. An den Flanken stark eingefallen.
15.40 Uhr Weibchen frißt stehend etwas Heu.
15.47 Uhr Weibchen steht und beleckt ab und zu das Gesäuge.
15.50 Uhr Es legt sich auf die rechte Seite und preßt. Leckt sich Bauch, Gesäuge und linkes Hinterbein.
15.55 Uhr Liegt mit ausgestreckten Hinterbeinen auf der rechten Körperseite. Beleckt Hinterkörper.
16.00 Uhr Weibchen steht und beleckt die Scheide. Es frißt den am Boden liegenden Schleim, mit Heu vermischt. Der Schwanz ist leicht angehoben.
16.05 Uhr Weibchen preßt stehend und beleckt das rechte Hinterbein. Es frißt den aus der Scheide austretenden Schleim.
16.20 Uhr Weibchen läuft in der Boxe auf und ab. Es frißt den austretenden Schleim.
16.35 Uhr Weibchen steht und frißt Schleim.
16.40 Uhr Es legt sich auf die linke Körperseite mit angewinkelten Beinen.
16.45 Uhr Weibchen preßt, auf der linken Seite liegend.
16.55 Uhr Starke Preßwehen. Die Spitzen der Vorderläufe des Kalbes werden sichtbar.
16.56 Uhr Weibchen steht auf, beleckt Gesäuge und Scheide und frißt den austretenden Schleim.
16.58 Uhr Legt sich wieder hin auf die rechte Seite und preßt. Frißt Schleim.
17.00 Uhr Der eine Vorderlauf des Kalbes ragt ca. 5 cm weit heraus.
17.03 Uhr Weibchen steht auf und beleckt sich.
17.09 Uhr Der zweite Vorderlauf des Kalbes wird sichtbar. Weibchen keucht stark während des Pressens.
17.10 Uhr Weibchen wechselt fortwährend die Stellung (stehend, liegend). Der Kopf des Kalbes tritt aus; er liegt normal auf den Vorderbeinen.
17.13 Uhr Weibchen ist sehr unruhig. Es frißt den austretenden Schleim.
17.15 Uhr Das Kalb ist da (normale Vorderendlage). Die Mutter leckt sofort die Eihülle von Kopf und Körper fort.
17.20 Uhr Kalb zeigt Ohrenspiel und hält den Kopf schön erhoben.
17.23 Uhr Kalb macht erste Stehversuche.
17.30 Uhr Kalb steht, fällt aber nach ca. 20 Sekunden wieder um.
17.34 Uhr Kalb stößt piepende Laute aus. Es werden neue Stehversuche unternommen.
17.35 Uhr Kalb steht. Es sucht bei der liegenden Mutter nach der Milchquelle, findet aber noch nicht die richtige Stelle. Nachgeburt wird langsam ausgeschieden.
17.40 Uhr Kalb liegt und saugt an der ebenfalls liegenden Mutter.
17.45 Uhr Mutter und Kalb stehen. Mutter beleckt den After des Kalbes. Kalb macht Gehversuche.
17.48 Uhr Kalb macht an der Futterkrippe Suchbewegungen wie nach dem Gesäuge.
17.50 Uhr Mutter säugt das Kalb stehend. Kalb saugt in kurzen Abständen mehrmals.
17.55 Uhr Kalb verliert Darmpech. Mutter massiert durch Belecken den Körper des Kalbes. Das Junge ist ein Weibchen.

Dama dama, 1. 7. 1962

16.00 Uhr Wehen sind zu sehen.
16.15 Uhr Fruchtblase platzt. Weibchen legt sich hin und käut wieder. Starke Wehen.
16.30 Uhr Scheide schleimt stark. Weibchen preßt leicht. Es wandert im Gehege umher und beleckt häufig die Scheide. Weibchen legt sich hin, steht aber bald wieder auf, geht zum Futtertrog und frißt.

17.00 Uhr Weibchen beendet das Fressen, legt sich hin und preßt leicht.

17.30 Uhr Die Vorderläufe des Kalbes werden am oberen Scheidenrand sichtbar. Weibchen läuft erregt auf und ab.

17.45 Uhr Kopf und Vorderbeine des Kalbes sind sichtbar. Weibchen ist sehr unruhig. Es legt sich aber wieder nieder und preßt.

18.05 Uhr Das Ende der Austreibungsphase erfolgt im Stehen (normale Vorderendlage). Mutter beginnt sofort, das Kalb zu lecken.

18.14 Uhr Kalb macht die ersten Aufstehversuche.

18.20 Uhr Kalb steht, fällt aber kurz darauf wieder um. Mutter beleckt das liegende Kalb.

18.25 Uhr Kalb steht wieder und sucht das Euter.

18.30 Uhr Kalb wird stehend gesäugt. Es ist ein Männchen.

Rangifer tarandus, 11. 5. 1962

8.25 Uhr Fruchtblase ist zu sehen.

8.40 Uhr Fruchtblase ist geplatzt. Die beiden Vorderbeine des Kalbes erscheinen. Mutter liegt.

8.55 Uhr Wehen setzen wieder ein.

9.00 Uhr Mehr als 50 Wehen waren inzwischen zu zählen. Jetzt hören sie auf. Die Beine des Kalbes liegen überkreuz und sind noch nicht weiter aus der Scheide hervorgetreten.

9.05 Uhr In der Zwischenzeit war nur hin und wieder einmal eine schwache Wehe zu erkennen. Jetzt setzen die Wehen wieder stärker ein, aber ohne Erfolg. Weibchen stöhnt leise.

9.10 Uhr Wehen lassen nach. Auf Annäherung des Tierarztes erhebt sich das Weibchen, läuft einige Meter und legt sich wieder hin.

9.15 Uhr Das Junge wird vom Tierarzt herausgezogen. Mutter erschrickt, rennt fort, legt sich in einigen Metern Entfernung wieder hin und hat für einige Sekunden noch einmal heftige Wehen.

9.20 Uhr Wir haben das Junge (ein Weibchen) zur Mutter gelegt. Sie leckt es im Liegen ab. Das Junge leckt sich auch selbst ein wenig.

9.30 Uhr Das Junge robbt ganz dicht an die Mutter heran, findet bei der liegenden Mutter das Euter und saugt kräftig und anhaltend (Abb. 4).

Capreolus capreolus pygargus, 6. 6. 1962

10.00 Uhr Einige Wehen sind zu beobachten, hören aber bald wieder auf. Weibchen läuft unruhig umher, legt sich schließlich hin.

10.30 Uhr Wehen setzen wieder ein. Weibchen steht auf.

10.31 Uhr Keine Wehen mehr. Weibchen legt sich hin.

Beobachtung unterbrochen.

11.30 Uhr Für kurze Zeit treten Wehen auf.

11.50 Uhr Fruchtblase ist hin und wieder zu sehen, verschwindet aber zwischendurch wieder. Weibchen läuft unruhig hin und her, frißt ab und zu ein wenig.

12.00 Uhr Weibchen legt sich hin.

12.04 Uhr Steht wieder auf, läuft umher und preßt. Scheidet mehrmals kleine Mengen Harn ab.

12.10 Uhr Weibchen legt sich hin und beleckt unter dem angehobenen Hinterbein hindurch die Scheide.

12.11 Uhr Abwechselnd liegend, stehend und unruhig umherlaufend. Wehen nur selten zu beobachten.

13.25 Uhr Weibchen beißt im Liegen die etwas hervorhängende Fruchtblase an und leckt austretende Flüssigkeit auf. Es steht noch mehrmals kurzzeitig auf, liegt aber die meiste Zeit.

14.00 Uhr Geburtshilfe durch den Tierarzt. Kopf kam zuerst.
Das Junge ist ein Männchen.

Zusammenfassung

In den Jahren 1955 bis 1965 wurden Beobachtungen über Geweihentwicklung, Brunft und Geburtsvorgänge bei folgenden im Tierpark Berlin gehaltenen Hirscharten gesammelt: *Muntiacus muntjac, Elaphurus davidianus, Dama dama, Cervus nippon dybowskii, Cervus nippon pseud-*

axis, Cervus elaphus bactrianus, Cervus elaphus canadensis, Cervus elaphus hippelaphus, Cervus elaphus sibiricus, Axis axis, Rusa unicolor, Rusa porcinus, Odocoileus hemionus hemionus, Odocoileus virginianus subspec., *Odocoileus virginianus (gymnotis?), Odocoileus virginianus borealis, Alces alces, Rangifer tarandus, Hydropotes inermis, Capreolus capreolus pygargus.* Die gewonnenen Daten wurden in Tabellen und Diagrammen zusammengefaßt, um gute Vergleichsmöglichkeiten zu bieten.

Eine Analyse der Geweihgewichte ergab, daß die beiden Geweihstangen meist etwas unterschiedlich sind, daß aber eine generell stärkere Ausbildung einer bestimmten Geweihhälfte nicht vorliegt. Auch bei den Abwurfdaten, die für die einzelnen Geweihhälften oft um einen oder einige Tage differieren, ist keine Bevorzugung einer bestimmten Seite festzustellen. Eine Korrelation zwischen gewichtsmäßiger Asymmetrie und der Differenz der Abwurfdaten besteht ebenfalls nicht.

Auf die Brunft der ausgesprochen tropischen Hirsche haben die jahresperiodischen Schwankungen des mitteleuropäischen Klimas wenig Einfluß. Diese Tiere können zu den verschiedensten Jahreszeiten brünftig sein; lediglich sehr kalte Witterung scheint abschwächend zu wirken. Die tropischen Hirsche tragen das fertige Geweih im allgemeinen länger als die Arten, die aus kälteren Gebieten stammen.

Bei ein und demselben Individuum verlagern sich Fege- und Abwurfdaten mit zunehmendem Alter im Durchschnitt immer weiter vor. Nach dem 7. bis 10. Lebensjahr wird die Tendenz jedoch rückläufig.

Während die Arten aus gemäßigten und kalten Gebieten enger begrenzte Setzzeiten haben, verteilen sich die Geburten der meisten tropischen Hirsche auch unter unseren Klimabedingungen auf die verschiedenen Jahreszeiten.

Die Vorgänge unmittelbar vor, während und nach der Geburt konnten nur in einer kleinen Anzahl von Fällen beobachtet werden. Soweit möglich, werden Angaben über Stellung des gebärenden Weibchens, Schmerzäußerungen, Dauer der Austreibungsperiode, Abstoßen der Nachgeburt, erstmaliges Stehen und erstmaliges Saugen des Jungen gemacht.

Die Jungtiere entfernen sich in der Zeit, die zwischen zwei Saugakten liegt, häufig von selbst von der Mutter und suchen in der Nähe geeignete Versteckmöglichkeiten auf; sie werden nicht von der Mutter zum Hinlegen an einer bestimmten Stelle veranlaßt.

Als erste feste Substanz wird von den Jungen im Alter von 1 bis 3 Tagen Erdreich aufgenommen.

Summary

In the years 1955—1965 observations were collected on the development of antlers, the rutting season and birth processes in the following species of deer kept in the Tierpark Berlin: *Muntiacus muntjac, Elaphurus davidianus, Dama dama, Cervus nippon dybowskii, Cervus nippon pseudaxis, Cervus elaphus bactrianus, Cervus elaphus canadensis, Cervus elaphus hemionus, Odocoileus virginianus* subspec., *Odocoileus virginianus (gymnotis?), Odocoileus hemionus hemionus, Odocoileus virginianus* subspec., *Odocoileus virginianus (gymnotis?), Odocoileus virginianus borealis, Alces alces, Rangifer tarandus, Hydropotes inermis, Capreolus capreolus pygargus.* The data obtained were summarized in tables and diagrams in order to provide good opportunities for comparison.

An analysis of the weight of antlers revealed that the two horns are usually somewhat different, but that there is no generally greater development in one particular half of the antlers. Similarly, as regards the dates of shedding, which are often a day or two apart for the two halves of the antlers, no preference for one side or the other can be ascertained. Likewise, there is no correlation between asymmetry in terms of weight and the difference in the dates of shedding.

The seasonal fluctuations in the Central European climate have little influence on the rut of the specifically tropical stags. These animals may rut at the most varied times of year; only very cold weather seems to have a weakening effect. In general, the tropical stags bear the fully developed antlers longer than the species originating from colder areas.

With increasing age the fraying and shedding dates in one and the same individual will be, on the average, earlier and earlier. After the 7th to the 10th year of life, however, this tendency is reversed.

Whereas the species from temperate and cold areas have more closely restricted periods for giving birth, the births of most tropical deer are distributed over the most varied times of year, even under our climatic conditions. It was possible to observe the processes immediately before, during and after birth in a small number of cases only. As far as possible, particulars are given about the position of the female while giving birth, signs of pain, duration of the period of expulsion, extrusion of the afterbirth, the first standing-up and the first sucking of the young.

The young animals frequently go away from their mothers of their own accord in the

period between two sucklings and seek out suitable hiding-places nearby. The mother does not cause them to lie down in some particular place.

At the age of 1—3 days the young take soil as their first solid nutriment.

Literatur

Antonius, O. (1935/36): Unregelmäßige Geweihbildung bei einem Wapiti. Zool. Garten (NF) **8**, 116—122.

Bedford, Duke of (1952): Père David's Deer. Zoo Life **7**, 47—49.

Bubenik, A. B. (1965): Beitrag zur Geburtskunde und zu den Mutter-Kind-Beziehungen des Reh- *(Capreolus capreolus* L.) und Rotwildes *(Cervus elaphus* L.). Z. Säugetierkunde 30, 65—128.

— (1966): Das Geweih. Entwicklung, Aufbau und Ausformung der Geweihe und Gehörne und ihre Bedeutung für das Wild und für die Jagd. Verlag P. Parey, Hamburg und Berlin.

Bungartz, M. A. H. (1933): Weiteres über die Hirschzuchten des ehemaligen Hamburger Zoo. Zool. Garten (NF) **6**, 111—113.

Dathe, H. (1961): Geburt eines Muffeltieres. Natur und Heimat 10, 546—549.

— (1966): Zum Mutter-Kind-Verhältnis bei Cerviden. Beiträge zur Jagd- und Wildforschung V. Tagungsberichte der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin, Nr. 90, S. 83—88.

Drasenowich, A. v. (1932): Zweimaliges Aufsetzen in einem Jahr. Wild und Hund **38**, 78—79.

Druri, S. M. (1958): Über die Jungenaufzucht beim Rentier. Staatl. Verl. f. landwirtsch. Literatur. Moskau/Leningrad.

Engelmann, C. (1938): Über die Großsäuger Szetschwans, Sikongs und Osttibets. Bearbeitet nach Dr. Ernst Schäfer's Tagebüchern und Trophäen von der 1. u. 2. Brooke-Dolan-Expedition der „Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia". Z. Säugetierkunde **13**, 1—76.

Fischer, W. (1965): Das Jahr mit den Gibbons. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.

Frädrich, H. (1966): Einige Verhaltensbeobachtungen am Moschustier *(Moschus moschiferus* L.). Zool. Garten (NF) **33**, 65—78.

Gewalt, W., und Gewalt, I. (1964): Anmerkungen zur Aufzucht eines 5000 Gramm schweren Gorillas *(Gorilla g. gorilla* Wyman). Zool. Garten (NF) **29**, 212—230.

Golley, F. B. (1957): Gestation period, breeding and fawning behavior of Columbian Black Tailed Deer. Journ. Mammalogy **38**, 116—120.

Haensel, J. (1966): Zwillingsgeburt des Großohr-Hirsches, *Odocoileus hemionus* Raf., im Tierpark Berlin. Z. Säugetierkunde **31**, 410—411.

Haltenorth, Th. (1963): Die Klassifikation der Säugetiere. 18. Ordnung: Paarhufer, *Artiodactyla.* Kükenthals Handbuch der Zoologie **8** (32. Lfg.). Walter de Gruyter & Co., Berlin.

Haugen, A. O. (1959): Breeding records of captive white-tailed deer in Alabama. Journ. Mamm. **40**, 108—113.

Haugen, A. O., and Speake, D. W. (1957): Parturition and early reactions of white-tailed Deer fawns. Journ. Mammalogy **38**, 420—421.

Hediger, H. (1942): Zur Elchgeburt im Berner Tierpark 1940. Zool. Garten (NF) **14**, 14—23.

— (1949): Die zweite Elchgeburt im Berner Tierpark (1941). Zool. Garten (NF) **16**, 93.

Heinroth, O. (1944): Zur Berechnung der Trächtigkeits- und Brutdauer. Zool. Garten (NF) **16**, 48.

Herre, W. (1955): Das Ren als Haustier. Eine zoologische Monographie. Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig.

— (1956): Rentiere. Die Neue Brehm-Bücherei, H. **180**. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.

Jaczewski, Z. (1954): The effect of changes in length of daylight on the growth of antlers in the deer *(Cervus elaphus* L.). Fol. Biol. **4**, 133—143.

Krott, P. (1964): Der Elch *(Alces alces* L. 1758) als Haustier? Zool. Garten (NF) **29**, 284—302.

Krumbiegel, I. (1954/55): Biologie der Säugetiere. Agis Verlag, Krefeld.

Linke, W. (1954): Der Rothirsch. Die Neue Brehm-Bücherei, H. **129**. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.

Ludwig, W. (1932): Das Rechts-Links-Problem im Tierreich und beim Menschen. Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere, Bd. **27**. Springer, Berlin.

Mohr, E. (1932): Materialien über die Hirschzuchten des ehemaligen Hamburger Zoo. Zool. Garten (NF) **5**, 3—15.

— (1954): *Cervus canadensis bactrianus* Lydekker, 1900 und der „Hagenbecks-Hirsch" im Stellinger Tierpark. Zool. Garten (NF) **21**, 44—58.

— (1962): Über Geweih und Geweihwechsel beim Milu, *Elaphurus davidianus* M.-Edw. Milu **1**, 156—163.

— (1965): Besonderheiten an Cavicornier-Hörnern. Milu 2, 21—47.
NAAKTGEBOREN, C., und VANDENDRIESSCHE, W. (1962): Beiträge zur vergleichenden Geburtskunde I. Z. Säugetierkunde 27, 83—110.
PETZOLD, G. (1963): Geburt im Tierpark. Wissenschaft und Fortschritt 13, 540—541.
PETZOLD, H.-G. (1965): Im Tierpark Berlin 1961 erstmalig gehaltene Tierformen. Milu 2, 68—107.
PETZSCH, H. (1959): Zwei Geweihe bei einem Isubrahirsch-♂ innerhalb eines Jahres. Zool. Garten (NF) 24, 517—518.
PRELL, H. (1939): Tragzeiten von Cerviden. Zool. Garten (NF) 11, 182—186.
SEITZ, A. (1966): Beitrag zur Haltung des Hausrentieres *(Rangifer tarandus* L.). Zool. Garten (NF) 33, 55—64.
SIMCOX, A. H. A. (1905): Breeding seasons of big game in India. Journal of the Bombay Natural History Society 16, No. 2, 370—371.
SLIJPER, E. J. (1960): Die Geburt der Säugetiere. Kükenthals Handbuch der Zoologie 8 (25. Lfg.). Walter de Gruyter & Co., Berlin.
ULLRICH, W. (1961): Zweimalige Geweihbildung im Jahresablauf bei einem Rehbock. Zool. Garten (NF) 25, 411—412.
VORACEK, CH. R. (1962): The White-Tail Deer *(Odocoileus virginianus)*. Zoo News (Cleveland) 2, No. 6, 10—12.
VOSS, G. (1965): Zwillingsgeburt beim Großohr-Hirsch, *Odocoileus hemionus* Raf. Z. Säugetierkunde 30, 20—24.
ZUCKERMAN, S. (1953): The breeding seasons of mammals in captivity. Proc. zool. Soc. London 122, 827—950.

Anschrift des Verfassers: Dr. DIETER LAU, Tierpark Berlin, x 1136 Berlin-Friedrichsfelde, Am Tierpark 41

Distribution and Population Structure of Black Rhinoceros (*Diceros bicornis* L.) in the Lake Kariba basin[1]

By HARALD H. ROTH and GRAHAM CHILD

Eingang des Ms. 2. 10. 1967

The damming of the Zambezi River at Kariba on 2 December 1958, led to the inundation of 2,109 sq. miles (5,462 km²) by the time the lake filled in 1963. During the course of flooding, numerous temporary and permanent islands formed on which more than 5,000 large mammals, including a population of Black rhinoceros (*Diceros bicornis* L.) became marooned. To alleviate the plight of these animals the then Northern and Southern Rhodesian Governments promoted game rescue units to remove as many of them as possible to the safety of the mainland. Physical capture methods were used for most species excluding the rhinoceros which had to be rescued individually with the aid of immobilizing drugs. Either a paralyzing or a narcotizing drug mixture was administered with a Palmer Cap Chur gun or a cross bow. The immobilized rhinos were tied up and transported to a raft on a manhandled sleigh. Before being released on the mainland each rhino was marked for future recognition, and measurement, blood and other samples were taken. Thus rescue operations offered a unique opportunity for recording

[1] Presented in abbreviated form at the Symposium on African Mammals, 26—28 September 1963, Salisbury

the size, local density and structure of the rhinoceros population over a large and sparsely settled area in the Central Zambezi Valley (Fig. 4).

The immobilization techniques have been described by HARTHOORN and LOCK (1960) as well as by CHILD and FOTHERGILL (1962), and it remains only to mention the overall success rate of rhino translocation under the difficult conditions on Lake Kariba. With the paralyzing method (Gallamine triethiodide) which was used until early 1962 seven rhino out of twenty-five were lost while being rescued, of which one animal drowned while immobilized and another was accidentally overdosed. Narcotization with a mixture of Morphine, Hyoscine and Chlorpromazine (Largactil) as recommended by HARTHOORN and PLAYER (1962) and HARTHOORN (1962) proved more satisfactory and yielded a survival rate of 90%; only three of twenty-two rhino died and of these one drowned after having been darted. In some cases Chlorpromazine was replaced by Phencyclidine (Sernyl) which did not, however, produce the favourable effects described by HARTHOORN (1962) for White Rhinoceros (*Ceratotherium simum* Burchell). The necessity for estimating the weight of each individual rhino within fairly accurate limits, in order to calculate the required dose of the drug, was of particular significance for this study.

To allow such estimates experience had to be gained in concluding weights from the body size. For this purpose five individuals of different sizes were weighed and the growth rate of two known age animals was recorded over a period of three years (ROTH unpublished).

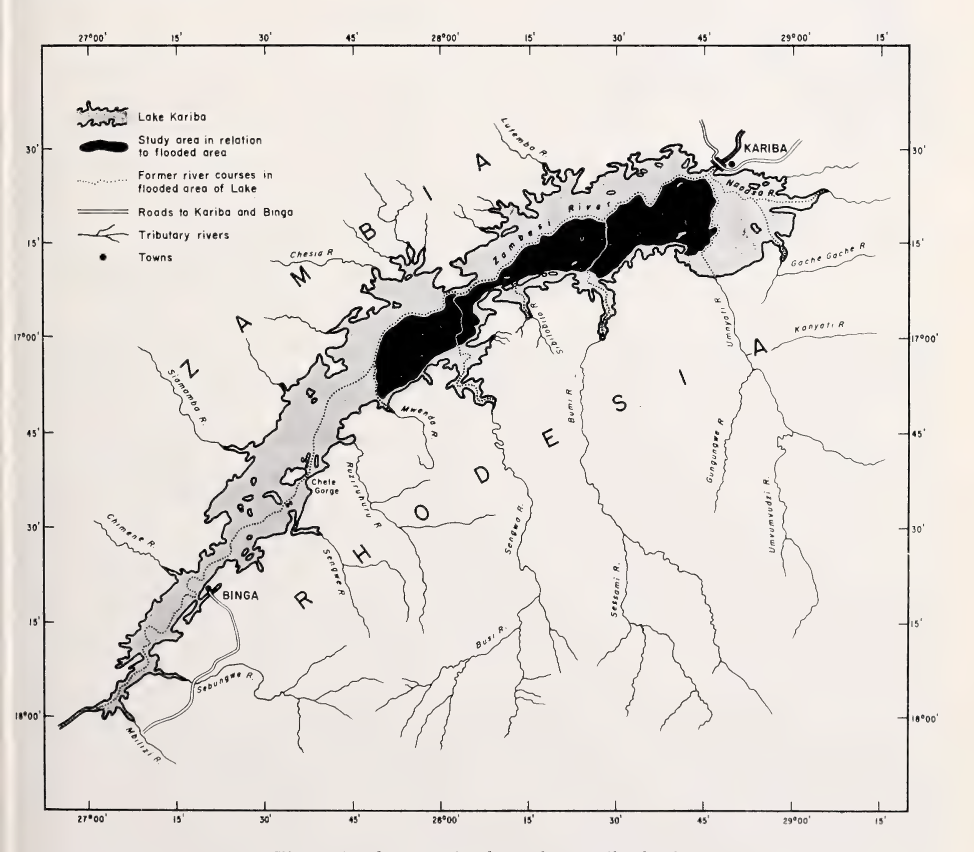


Fig. 1. Study Area in the Lake Kariba basin

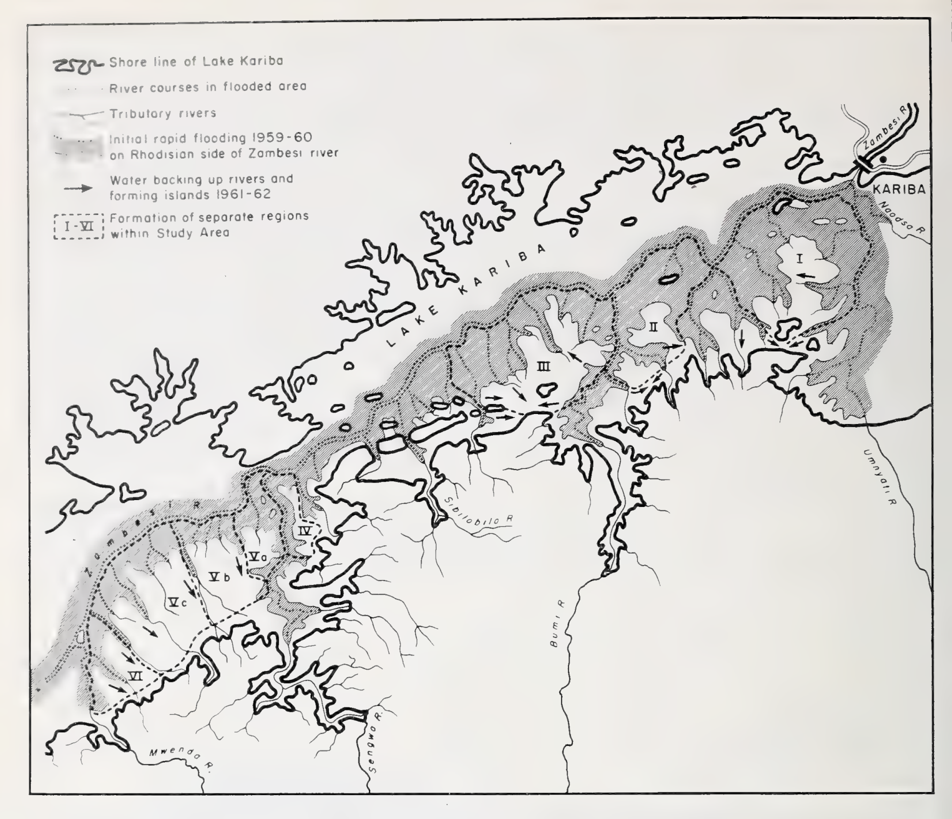


Fig. 2. Flooding of Study Area 1958—1960 and formation of regions

Area of Study

Rhino only became marooned on islands in Rhodesian waters between the Mwenda and Umniati rivers, and this area of about 484 sq. miles (1,254 km²), or roughly a fifth of the total Lake basin, is taken as the Study Area (Fig. 1).

According to the records of the Zambian Game and Fisheries Department (Ansell 1959, 1960) relic rhino populations do occur on the northern side of the Central Zambezi Valley, but were beyond the area influenced by the flooding of Lake Kariba. In Rhodesia rhino occur throughout the Central Zambezi drainage (Child and Savory 1964, Roth 1967), but west of the Mwenda river and east of the Umniati river they were not marooned on islands in the Lake. In these areas they had not apparently inhabited the close vicinity of the Zambezi river because of the dense Tonga settlement in the valley west of the Mwenda, and past Tsetse Control hunting operations east of the Umniati river (Fig. 3).

The Study Area was readily divisible into distinct regions separated by tributaries of the Zambezi. This separation took place early during lake formation, as water backed up the rivers rapidly. Within 9 months of the damming of the Zambezi the water level rose from 1,300 to 1,475 feet and formed six major regions (Fig. 2). Large parts of these were then inundated rather slowly during the subsequent years 1959/60 and 1960/61 as the water level rose to 1,549 feet. In each region a complex of islands formed on which rhino became marooned and had to be removed before June 1963.

The movements of marked rhino at Kariba and other observations have shown that the habits of the black rhino are generally very localized in Rhodesia (Child [1965]). During the flooding of the Kariba basin it was found that rhino were only capable of swimming very short distances and seldom entered the water except to evade capture; only one rhino was known to wade through shallow water to the safety of the mainland. From this it seemed extremely unlikely that Black rhinoceros would voluntarily cross streams or flooded valleys. Taking these facts into account, and by reference to detailed contour maps it was possible to determine roughly the area from which the captured rhinos had originated and thus to establish population densities for distinct areas within the regions studied.

Furthermore, frequent patrolling of islands in areas being flooded made it certain that all rhinoceros which drowned or died otherwise were noted in addition to those captured. It is therefore justifiable to conclude that the total number of rhino recorded in this study represented the true population figure. It was only in certain flat areas along the present shore that spoor suggested a few individuals may have withdrown onto the mainland from their original home range before being trapped by the rising waters. A careful consideration of each area showed that the number of these animals was not higher than 10—15 % of the total recorded. This percentage has been included in the calculation of maximum population density.

Distribution and Abundance

A total of 62 rhino were found in the Study Area where they had been distributed over roughly 321 sq. miles (831 km^2). Two large sections between regions, totalling 63 sq. miles and roughly 100 sq. miles in regions I, II, IV and VI were apparently uninhabited by rhino (Fig. 3). Table 1 shows the number of rhino in the different regions of the Study Area in relation to their acreage. The greatest local density was found in a section west of the Sengwa river (region V), where there was one rhino per 2,200—2,600 acres (3.4—4.1 sq. miles or 8.9—10.5 km^2). An the Umniati West region (I) the density was considerably less with one rhino per 3,000—3,700 acres (4.7—5.8 sq. miles or 12.1—15.0 km^2). The theoretic mean density over the whole area was about one rhino per 4,350—5,000 acres (6.8—7.8 sq. miles or 17.6—20.2 km^2), but considering only the area which was actually inhabited by rhino the average density figure may be increased to one animal per 2,900—3,400 acres (4.5—5.3 sq. miles or 11.7—13.7 km^2).

These figures show that the abundance of rhino varied in the different areas. Possible factors influencing the abundance are the previous settlement of the Tonga people along the Zambezi, water availability and the suitability of vegetation and geological surface as rhino habitat.

1. Although most Tonga were agriculturists who hunted relatively little (Scudder 1962), it is quite obvious that their activities were the main reason for the difference in the abundance of rhino on the Northern and Southern Banks of the Zambezi. Between the Umniati and Mwenda rivers there were more than 13,000 Tongas on the northern bank, as compared with about 4,000 on the south bank, which, in some areas, amounted to a difference of 10:1. In contrast to the southern population, which was almost entirely restricted to the banks of the Zambezi, the settlement of the northern Tongas extended far up the tributaries and so caused far more disturbance to game. In the upper valley, beyond the Study Area, alluvial deposits on which the Tongas depended, were equally available on both sides of the river, and resulted in dense settlement on both banks. Consequently, rhino retreated some distance inland where, as already mentioned, they remained relatively abundant. Furthermore, the former Northern Rhodesian administration, now Zambia Government, in contrast to the Southern

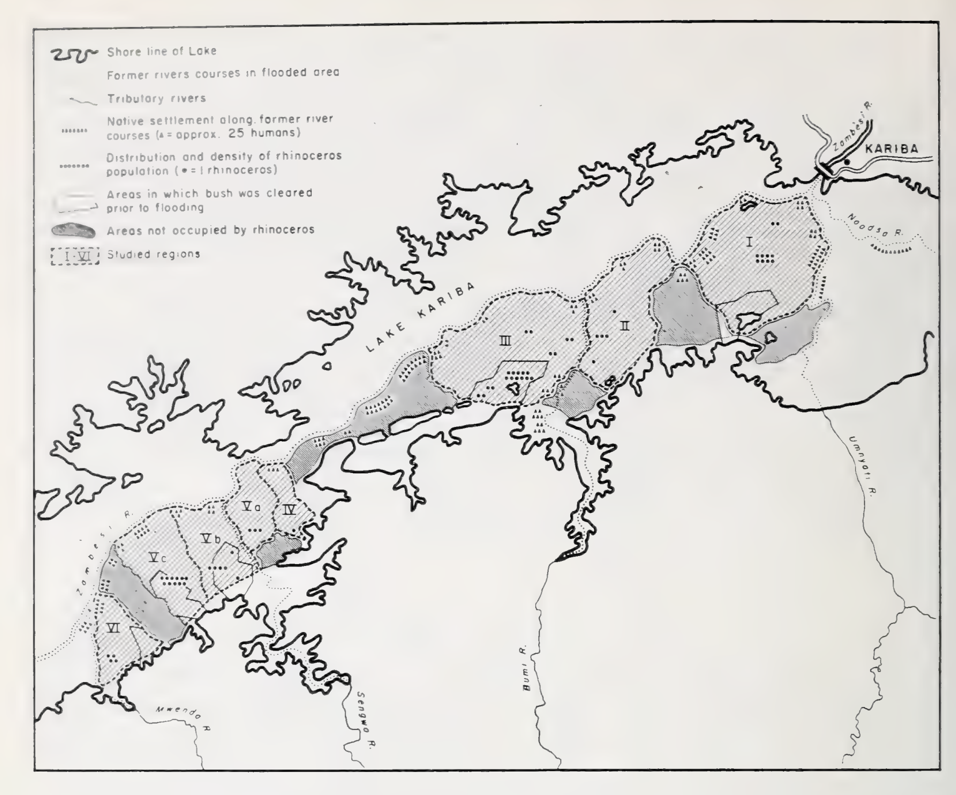


Fig. 3. Distribution of rhinoceros in relation to native settlement

Rhodesian authorities, allowed the Tongas to own firearms which certainly contributed to the near extermination of the rhino in the Northern Central Zambezi Valley and probably led to some poaching on the south bank.

The amount of disturbance and native hunting in the different regions of the Study Area, i. e. the human influence on the rhino abundance, may be expressed in terms of population indices giving the approximate number of Tongas per square mile along the south bank of the Zambezi. Where settlement had extended up the main tributaries, as along the Umniati, Bumi, and Sibilobilo rivers, the approximate length of occupied river bank has been included in the regional settlement index. The calculation of these indices has been based on population figures collected by COCKCROFT (1949; and pers. comm.) and the mapping of native settlement by the Surveyor General of the former Federal Government of Rhodesia and Nyasaland.

The greatest average density of settlement in terms of available river frontage existed in the Sampakaruma chieftaincy, comprising of approximately 1750 people between Naodsa and Bumi rivers. In this area the Umniati and parts of the Zambezi valley (Fig. 3) were particularly heavily populated, yielding a mean population index of about 50 for Study Region I. The Mola chieftaincy, between the Bumi and Sengwa rivers, with approximately 1685 people, had almost as big a population as the Sampakaruma clan; but considering the available river valleys the average settlement was much less in this area. The greater part of Region III (Fig. 3) was very sparsely inhabited showing a population index of only 20–25. The Zambezi valley between Sengwa and Mwenda was occupied by several smaller chieftaincies totalling about 1000 people.

Table 1

Distribution of the rhinoceros population in the Lake Kariba basin

Regions of Study Area	I	II	III	IV	V Total	V Section A.	V Section B.	V Section C.	VI	Total
Total acreage	52,400	40,200	65,200	11,350	67,100	15,200	23,000	28,900	33,300	approx. 270,000 (421 sq. mils.)
Acreage considered to have been occupied by rhinoceros	36,900	20,000	65,200	8,000 (a) 4,000 (b)	67,100	15,200	23,000	28,900	12,000	approx. 205,000 (321 sq. mils.)
Sex	♂ ♀ ?	♂ ♀ ?	♂ ♀ ?	♂ ♀ ?	♂ ♀ ?	♂ ♀ ?	♂ ♀ ?	♂ ♀ ?	♂ ♀ ?	♂ ♀ ?
Age class I	2 4 –	3 1 –	9 6 –	1 – –	5 8 2	1 1 –	1 2 2	3 5 –	3 1 –	23 20 2
Age class II	1 1 –	– 1 –	1 2 –	– – –	1 1 –	– – –	1 – –	– 1 –	– – –	3 5 –
Age class III	1 1 –	– – –	2 – 2	– – –	1 2 –	– 1 –	– – –	1 1 –	– – –	3 3 3
Total adults (Class I)	6	4	15	1	15	2	5	8	4	45
Total juveniles & calves (Class II + III)	4	1	7	–	5	1	1	3	–	17
Population Total	*10* (to 12?)	*5* (to 6?)	*22* (to 24?)	*1* (to 4?)	*20* (to 25?)	*3* (to 5?)	*6* (to 8?)	*11* (to 13?)	*4* (to 6?)	*62* (to 72?)
Population Density (in acres per one rhino) a.	approx. 3,000	approx. 3,300	approx. 2,700	approx. ? 2,000	approx. 2,700	approx. 3,000	approx. 2,900	approx. 2,200	approx. 2,000	approx. 2,900
b.	to *3,700*	to *4,000*	to *3,000*	to *4,000*	to *3,400*	to *5,000*	to *3,800*	to *2,600*	to *3,000*	to *3,400*
c.	(to 5,200?)	(to 5,700?)		(to 6,000?)					(to 5,000?)	(to 4,350?)

Note: Total acreage: excludes 63 sq. miles unoccupied by rhinos between Study Regions (1 sq. mile = 259 ha = 2,59 km²)
Population size: figures are population minimum, figures in brackets take rhino into account which may have been pushed onto mainland without being trapped (maximum population)
Population density: a. Acreage considered to have been occupied by rhino: maximum population figure
b. Acreage considered to have been occupied by rhino: minimum population figure
c. Total acreage: minimum population figure (in regions II, IV, and VI some limited areas which were almost certainly not inhabited by rhino, have been deducted)

The resulting average population index of 27 in Region V was intermediate to Regions I and III.

It is interesting to note that the rhinoceros density found in these three major regions was correspondingly highest in III, somewhat lower in V and definitely lowest in region I. Another correlation becomes evident when the areas of maximum settlement are determined. Such are found between region I and II with about 75, between III and IV with 40, and in VI with an index of 65—98. West of the Mwenda river the average index increases from above 50 to 100. All these concentrations are adjacent to those areas where no rhino were found (Fig. 3).

2. Local distribution within the regions seemed to be also dependant on water availability and vegetation. Areas with typical rhino habitat and plenty of water in pans between rivers, as for example in parts of Sengwa West V, were identical to those of greatest rhino density.

Whether the destruction of all woody vegetation in incipient fishing grounds during 1958 to 1960 (Fig. 3) has influenced the rhino distribution permanently, was difficult to determine. Rhino tended to live along the edges of all these clearings. They seemed to need shade but fed out in them. Later the bush had regrown and rhino lived considerable time, for example, in the Bumi West clearing before the water trapped them there. The Sengwa West clearing may account for the fact that this section revealed less rhino than the other Sengwa sections.

Population Structure

The rhino trapped on islands at Kariba represented a segment of the population of the Central Zambezi Valley as a whole, whose distribution spread beyond the area affected by the Lake. There was no evidence to suggest that certain sex or age classes were more prone than others to becoming isolated, so that the 62 animals handled or recorded probably represented an unbiased sample of the whole population. As mentioned above, several animals drowned or died during attempts to rescue them and there were 4 which died of natural causes that may have been influenced by the overcrowded conditions on islands resulting from the concentration of game. This took place only after islands had been greatly reduced in size so that it was unlikely that the prevailing circumstances had caused a shift in the sex and age class composition of the sample trapped on islands, as the sample includes these natural deaths as well as rescue casualties.

In the present sample rhino were grouped into 3 age classes depending on their weights. Specimens under 600 lbs. were classed as calves and were probably not over one year old. Older sub-adults weighing 600 to 1600 lbs. were classed as juveniles. They were smaller than adults and were probably between one and 3½ years old. Rhino heavier than 1600 lbs., i. e. older than 3½ years were not distinguishable and termed „adult", although they were not necessarily all sexually mature. This classification, based on estimated weights, correlated with the general body proportions of the specimens handled and with the data on growth of rhino in captivity compiled by Roth (unpublished). A source of possible error arose because of the difficulty of separating animals between 3 and 3½ years of age from adults when there were no adults with which to compare them. However, most juveniles were with adults and there were not more than 2 specimens in this category. These possible exceptions are taken into account when discussing the recruitment rate of this rhino population, but do not invalidate our conclusions, which in any case tend to be conservative and over-estimate the number of young reaching maturity.

The largest group of rhino of which we know was one of 8 individuals reported by

Cowles (1959); but this probably represented the temporary association of 2 or more parties, as most authors including Sclater (1900), Fitzsimons (1920), Shortridge (1934), Stockley (1950), Stevenson-Hamilton (1957), Ripley (1958), Ansell (1960), and Ritchie (1963) report them as solitary or associating in family groups of 2 or 3 animals. Even under the restricted conditions prevailing on islands at Kariba, groups did not coalesce. The social organization of 28 rhino was noted. These included 5 groups of 3, in 4 of which there was an adult male, adult female and calf or juvenile. In 2 of the 4 groups the juvenile had been weaned, although one female still had thin fluid in the udder, while in the other 2 groups she had a small calf. There were 2 pairs, a heavily lactating female and her calf and 2 mature males, which could not be separated until the one had been drugged, and even then it was necessary to drive the second away with a shot from a Verylight pistol. The remaining rhino, including 6 males and 3 females, were solitary. Two of the males and one of the females were not quite full grown, but at least 3 of the males and one of the females were old animals. An interesting observation involved an unweaned calf which escaped capture when its parents were removed from an island. It became closely associated with a solitary female with a dry undeveloped udder and the female showed no resentment of the association.

The only possible evidence of aggressiveness between rhino on islands was a juvenile male found dead with a big wound in its side, which may have been caused in a fight with another rhino. This was surprising under the restricted conditions on islands as 2 of 13 rhino introduced in 1962/63 into the Wankie National Park from Kariba were killed by previous inoculants from the same area (Roth 1967). Both animals killed were females, one of which was a small juvenile, and there is a report from the Chizarira area of an adult female having been killed in the same way.

The sex and age class composition of the rhino found on islands is summarized by years in table 2. There was a total of 29 males, 28 females and 2 adults and 3 very small calves which could not be sexed, which suggests an adult and overall sex ratio approaching parity. There were 17 (27.4 per cent) which had not reached physical maturity.

Nine calves were trapped with 20 full grown females, a ratio of 45:100, although in annual samples the proportion of calves varied from 29 to 75:100. One female was trapped on 2 islands in successive years and had therefore to be taken into account

Table 2

Sex and ages of rhino caught in the Lake Kariba basin by years

Year	Sample	Adult (age class I)				Juvenile (age class II)				Calf (age class III)				Calves: Ad. females: Juveniles
		♂	♀	?	T	♂	♀	?	T	♂	♀	?	T	
1959	2	1		1	2									—
1960	8	3	3		6		1		1		1		1	33:100:33
1961	19	6	7		13	1	2		3		1	2	3	43:100:43
1962	17	9	3		12[1]	1	1		2	2		1	3	75[2]:100:66
1963	61	4	7	1	12	1	1		2	1	1		2	29:100:29
Total	62	23	20	2	45	3	5	0	8	3	3	3	9	45:100:40

[1] 2 adults marooned in 1962 were captured in 1963. — [2] One female released in 1961 probably bred before being recaptured in 1962.

? = sex unknown. T = total



Fig. 4. Transfer of immobilized rhino from sleigh onto raft for rescue from island (Photo: Wildlife Department, Salisbury)

when calculating both the 1961 and 1962 calf ratios, although she could not have contributed to the juveniles trapped in 1962.

The theoretical maximum reproductive potential of rhino was concluded from zoo breeding data compiled by ROTH (unpublished). Based on a 15½ to 16 month gestation period and a 12 day interval between calving and the first post partum oestrus, it is about 72—75 calves per 100 sexually mature females per year. Considering that sexual maturity is reached only, at about 4 years of age there may have been a number of full grown females in the present sample which were not sexually mature. There were 5 females classed as juveniles, i. e. between 1 and 3½ years old, so that if there was no differential mortality among sub-adults over one year old, there would have been 2 females between 3½ and 5 years of age. Present samples are small, but, as mortality is usually highest among younger age classes in wild populations, it is probable that at least 18 of the 20 adult-sized females were sexually mature. Thus the observed calving rate was 50:100 sexually mature females which is between 66 and 70 per cent of the theoretical potential.

If this potential was realized and there was no calf or juvenile mortality, there could be 180 to 188 juveniles between 1 and 3½ years old per 100 mature females in the population. At Kariba there were between 40 and 44.5 per 100 females depending on the proportion of sexually mature females in the sample of fully grown females. This is about 22 to 25 per cent of the maximum number theoretically possible. Thus 66 to 70 per cent of the maximum number of calves possible gave rise to 22 to 25 per cent of the theoretical maximum number of juveniles, which indicates about two thirds of the calves would have died before reaching adult size.

In this sample there were 8, or possibly 10 juveniles which were less than 3½ years old. If these had included equal numbers of yearlings, two-year and three-year olds,

it would suggest that roughly 3 to 4 animals reached adult size each year. If the same number reached sexual maturity the annual replacement to the breeding herd would have been about 7 to 9 per cent adults or about 5 to 6 per cent of the total population; as there were approximately equal numbers of adult males and females. The discrepancy between the number of calves and juveniles, however, points to a high mortality among rhino early in life and the actual replacement was probably lower than these figures suggest. In fact the number of animals which proved difficult to distinguish as either adults or juveniles indicated an annual recruitment to the full grown segment of the population of less than 5 per cent.

Conclusions

Few population data are available from Black rhinoceros with which the results of this study could be compared. Furthermore, it is difficult to interpret meaningfully density figures of a population without relating these to the prevailing habitat conditions, and also without some knowledge of the species social and territorial behaviour. In this context it is interesting to note that KLINGEL and KLINGEL (1966) observed similar behaviour of rhinoceros in the Ngorongoro Crater to that recorded in the Lake Kariba basin. Almost equal numbers of males and females were distributed fairly evenly, in well defined home ranges, and most rhinoceros were solitary, or associated only temporarily in small groups of up to five. It was remarkable that this behaviour persisted under the crowded conditions on some islands at Kariba, and the lack of aggressiveness under these conditions led CHILD (1965) to question whether the species is truly territorial as HUTCHINSON and RIPLEY (1954) and RIPLEY (1958) have suggested.

If the distribution of rhino captured in the Lake Kariba basin is analysed in relation to the pattern of flooding it emerges that small groups lived in localised areas, probably river valleys, from which they were driven to higher ground by the rising waters. In these localities they probably each occupied less than an average of 3.4 sq. miles (8.9 km^2), which compares with 2.9 sq. miles (7.5 km^2) for each resident rhino (including calves) in the Ngorongoro Crater (KLINGEL and KLINGEL 1966), or the N. Aberdare National Park in Kenya for which BOURLIÈRE (1963) quoted the same average rhino density (52 rhino on 96,000 acres). KLINGELS' study showed that home ranges of rhino may overlap very considerably, and this may account for much greater local rhino densities, as observed, for example, by ROTH and WILSON (unpublished) in an area along the Sengwa river adjacent to the present study area. Here 38 rhino were captured for translocation to the Wankie National Park from a relatively well defined area of approximately 30 sq. miles, to give at an average less than 0.79 sq. miles (2,0 km^2) per rhino. DEANE (1964; pers. comm.) reported even an overall density of 3.4 rhino per sq. mile, with concentrations of up to 5.6 animals per sq. miles (i. e. 0.2—0.3 sq. miles or 0.5—0.8 km^2 per rhino) in the Hluhluwe Game Reserve in Natal. In both of the areas, however, there was clear evidence of over-utilization of habitats, and over-population in Hluhluwe is thought to have been the main cause for a large die-off in 1961. The optimum home range is probably much larger than these figures would indicate, and in any case the local density of a healthy rhino population will fluctuate according to prevailing ecological conditions.

The overall population density in the study area, of one rhino per 6.8—7.8 sq. miles ($\sim$ 18—20 km^2), was lower than any of the density figures recorded from defined localities within this area. This suggests that large parts of the studied area of the Lake Kariba basin were unoccupied by this spezies. As far as could be ascertained during the rescue operations and from earlier aerial photos, topography and vegetational con-

ditions may have accounted for the absence of rhino from some areas, but in most of the study area suitable habitat was available, including those parts in which no rhino were caught (Fig. 3). The recorded overall abundance of rhino may therefore be considered relatively low; especially if compared with other adjacent areas, as for example east of the Umniati river, where one Tsetse Control hunter alone reported shooting over 60 rhinoceros in about 2 years (Roth 1967). The present study shows that human settelement had apparently influenced the general distribution and abundance of rhino in the Lake Kariba basin. Considering that the study area was relatively sparsely populated compared with many other areas in Africa where there are Black rhinoceros, and that the inhabitants were chiefly agriculturists, the inverse correlation between disturbance and hunting intensity and distribution of rhino demonstrates how sensitive such a population can be to even light hunting, and how easily the species can be shot out in an organized campaign.

In this context it is relevant to evaluate the rate of reproduction and turnover of the studied population. The observed calving rate of 50 calves per 100 mature females per year was higher than that recorded by Klingel and Klingel (1966) for the Ngorongoro rhino population, but was followed by a high juvenile mortality. The calculated annual replacement rate of < 5 per cent to the full grown segment of the population would thus have to be considered low, although the net annual increase under normal conditions has been estimated at only 5—8 per cent (Simon 1966). Maintenance of rhinoceros populations would appear to be largely dependant upon the longevity of the adults, and this would explain the ease with which the species can be eleminated by hunting. It also highlights the danger to its survival where it is in conflict with man or does not receive adequate effective protection from even relatively light exploitation.

Summary

Rescue operations during the flooding of Lake Kariba in Rhodesia from 1959 to 1963 were used to study the distribution and population structure of Black rhinoceros (*Diceros bicornis* L.) in a section (484 sq. miles or 1254 km²) of the south bank of the Central Zambezi Valley.

1. The rhino trapped on islands were considered to represent an unbiased sample of a larger rhinoceros population whose distribution spread beyond the flooded area. The sex ratio in the sample approached parity and rhinoceros lived either solitarily or in small groups. Even under the restricted conditions prevailing on islands, groups did not coalesce.
2. 62 rhinoceros were distributed over approximately 321 sq. miles (831 km²) with a maximum local population density of less than 3.4 sq. miles (8,9 km²) per each animal. This figure is compared with records from other areas, and its relation to the size of home range in this species is discussed.
3. Considering the relative uniformity of the available habitat the overall population density for the whole area, of one rhino per 6.8—7.8 sq. miles ($\sim$ 18—20 km²) was considered to be low. The marked difference between local and overall densities suggested that large areas were unoccupied by rhinoceros, and human settlement apparently had influenced the general distribution and abundance.
4. With a calving rate of 50:100 sexually mature females the reproduction was 66—70 % of the theoretical maximum potential as concluded from zoo breeding data. An analysis of the age structure in conjunction with field observations indicated, however, a high youth mortality reducing the annual replacement rate to about 5 %. Maintenance of rhinoceros populations appears to be largely dependant upon the longevity of the adults.

Acknowledgements

The cooperative support given to this study by Mr. D. Lovemore, Chief Entomologist, Tsetse Control Branch, Department of Veterinary Services, and Mr. R. Fothergill, Wildlife Officer in charge of the Lake Kariba rescue operations, formerly Department of Wildlife Conservation, Rhodesia, and their staff is gratefully acknowledged. In particular we wish to thank Mr. R. Pilson of the Tsetse Control Branch, for his valuable advice and assistance in the cartographic work of this study.

Zusammenfassung

Rettungsmaßnahmen während der Anstauung des Kariba-Sees in Rhodesien von 1959 bis 1963 wurden benutzt, um die Verteilung und Populationsstruktur von Spitzmaul-Nashörnern (*Diceros bicornis* L.) in einem Abschnitt von 1254 qkm auf der südlichen Seite des Sambesi zu studieren.

1. Die auf Inseln festgehaltenen und von dort evakuierten Nashörner wurden als repräsentativ angesehen für eine über das überflutete Gebiet hinaus verbreitete größere Nashorn-Population. Das Geschlechterverhältnis in dem untersuchten Populationsanteil war nahezu gleich, und die Nashörner lebten entweder einzeln oder in kleinen Gruppen. Nicht einmal unter den eingeengten Verhältnissen auf Inseln schlossen sich diese Gruppen zusammen.
2. 62 Nashörner waren über rund 831 qkm. verbreitet mit einer örtlichen maximalen Populationsdichte von weniger als 8,9 qkm pro Tier. Diese Zahl wird mit Angaben aus anderen Gebieten verglichen und ihre Beziehung zu der Reviergröße bei Nashörnern erörtert.
3. Berücksichtigte man, daß die Biotopverhältnisse relativ einheitlich waren, erschien die mittlere Populationsdichte für das gesamte untersuchte Gebiet, von einem Nashorn pro 18 bis 20 qkm gering. Der ausgeprägte Unterschied zwischen örtlicher und Gesamt-Populationsdichte ließ erkennen, daß größere Gebiete nicht von Nashörnern besetzt waren; menschliche Siedlung hatte die Verteilung und das allgemeine Vorkommen offensichtlich beeinflußt.
4. Mit einer Geburtsrate von 50 saugenden Jungtieren pro 100 geschlechtsreifer Nashorn-Kühe lag die Vermehrung der Population bei 66—70% der von Zoo-Zuchtdaten abgeleiteten theoretischen Höchst-Vermehrungsrate. Eine Analyse der Altersstruktur, in Verbindung mit Feldbeobachtungen, ergab jedoch eine hohe Jugendmortalität, wodurch sich der jährliche Zuwachs erwachsener Tiere in der Population auf ungefähr 5% verminderte. Die Erhaltung von Nashornpopulationen scheint stark abhängig zu sein von der Lebensdauer der Zuchttiere.

References

Ansell, W. F. H. (1959): Further Data on the Northern Rhodesian Ungulates. Mammalia **23**, 332—349.

— (1960): Mammals of Northern Rhodesia. Government Printer, Lusaka; 155 pp.

Child, G. (1965): The behaviour of large mammals during the formation of Lake Kariba. Cape Town University; Thesis; 140 pp.

Child, G., and Fothergill, R. (1962): Techniques used to rescue Black Rhinoceros *(Diceros bicornis)* on Lake Kariba, Southern Rhodesia. Kariba Studies. Manchester University Press; 37—41.

Child, G., and Savory, C. R. (1964): The Distribution of Large Mammal Species in Southern Rhodesia. Arnoldia (Rhodesia) **1**, No. 14; 1—15.

Cockcroft (1949): Removal of Natives Consequent upon the Kariba Gorge Hydro-electric Power Scheme — Scientific Research. Unpubl. report; Min. Native Affairs; Govt. South. Rhodesia; Salisbury; 26 Nov. 1949.

Cowles, R. B. (1959): Zulu Journal. Univ. Calif. Press, Berkeley.

Harthoorn, A. M. (1962): Atractic, hypnotic and narcotic mixtures for the capture and handling of large wild animals. Brit. vet. J. **119**, 42—63.

Harthoorn, A. M., and Lock, J. A. (1960): The rescue of rhinoceroses at Kariba Dam. Oryx, London; **5** (6), 352—355.

Harthoorn, A. M., and Player, I. C. (1964): The Narcosis of the White Rhinoceros: A Series of Eighteen Case Histories. Proc. V Intern. Symp. Dis. Zoo Anim. Tijd. Diergenesk. **89**, Suppl. 1, 225—229.

Fitzsimons, F. W. (1920): The Natural History of South Africa. Vol. 2. London; 4 vols.

Klingel, H. and U. (1966): The rhinoceroses of Ngorongoro Crater. Oryx, London; **8** (5), 302—306.

Hutchinson, G. E., and Ripley, S. D. (1954): Gene dispersal and the ethology of the rhinocerotidae. Evolution **8**, 178—179.

Ripley, S. D. (1958): Comments on the Black and Square-lipped Rhinoceros species in Africa. Ecology **39**, 172—174.

Ritchie, A. T. A. (1963): The black Rhinoceros *(Diceros bicornis).* E. Afr. Wildl. J. **1**, 54—62,

Roth, H. H. (1967): White and Black Rhinoceros in Rhodesia. Oryx, London; **9** (3), 217—231.

Scudder, T. (1962): The Ecology of the Gwembe Tonga. Manchester University Press; 224 pp.

Sclater, W. L. (1900): Mammals of South Africa. Vol. 1. London; 2 vols; 324 pp.

Shortridge, G. C. (1934): The Mammals of Southwest Africa London; 2 vols; 729 pp.

Stevenson-Hamilton, J. (1947): Wildlife in South Africa. London; 400 pp.

Stockley, C. H. (1950): The Hook-lipped Rhinoceros. Zoolife **5** (3), 88—91.

Bourliere, F. (1963): Standing-crop biomass of wild ungulate populations in various African habitats. Discussion of paper presented at Symp. Afr. Mammals, September 1963, Salisbury.
Simon, N. (1966): Red Data Book; Vol. I: Mammalia — a compilation. IUCN Morges.

Authors' addresses: Dr. Dr. Harald H. Roth, Wildlife Officer FAO Roma, Italy, and Dr. Graham Child, FAO Wildlife Ecologist, Game Department, Gaberones, Botswana

Nabelschnur-Längen bei Insektivoren und Primaten[1]

Von W. B. Spatz

Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Neuroanatomische Abteilung, Primatologie, Frankfurt/Main — Direktor: Prof. Dr. R. Hassler

Eingang des Ms. 27. 9. 1967

Trotz der ungemein reichhaltigen und vielseitigen Literatur über Säugetiere wissen wir heute noch relativ wenig über deren Nabelschnur. Während der gerade für diese Wirbeltierklasse so bedeutsamen Zeit der intrauterinen Entwicklung spielt die Nabelschnur, die „Lebensader" des sich entwickelnden Foeten, eine bedeutsame Rolle.

Vor allem durch die Untersuchungen von Slijper (1936, 1960), De Snoo (1942) und Starck (1957) ist bekannt, daß die Länge dieses Stranges bei verschiedenen Säugergruppen außerordentlich unterschiedlich sein kann. Das insgesamt vorliegende Material ist aber noch derart lückenhaft, daß kaum befriedigende Aussagen über Ursachen und Bedeutung der Länge der Nabelschnur gemacht werden können, ebenso wenig über innerartliche Variabilität und über Veränderungen der relativen Nabelschnurlänge (= Nabelschnurlänge [NL] in % der Scheitel-Steiß-Länge [SSL] des Foeten) während der Ontogenese.

Besonders für Insektivoren und Primaten liegen — mit Ausnahme einzelner Formen wie *Pan* und *Homo* — nur wenige Daten vor. Obwohl vor allem die Primaten immer mehr in das Interesse der Forschung rücken und in zunehmendem Maße auch in Gefangenschaft gezüchtet werden, gelangen praenatale Entwicklungsstadien immer noch selten zur Untersuchung. Die Angabe weiterer Daten erscheint somit gerechtfertigt, auch wenn sie bei Weitem noch keine endgültigen Aussagen gestatten.

In Tabelle 1 habe ich alle mir aus der Literatur zur Kenntnis gelangten sowie eigene Angaben, Insektivoren und Primaten betreffend, zusammengestellt. Obwohl die Länge der Nabelschnur hauptsächlich beim Geburtsakt eine möglicherweise entscheidende Bedeutung hat, sind auch alle mir bekannten jüngeren Stadien mitberücksichtigt, da Relationsverschiebungen während der Ontogenese von zumindest theoretischem Interesse sind. Tabelle 2 zeigt die aus Tabelle 1 errechneten Durchschnittswerte, für engere Gruppen oder auch Gattungen. Der besseren Übersicht wegen sind auch Einzelwerte *(Daubentonia, Galago)* nochmals aufgeführt.

Starck (1957) bezeichnet relative Nabelschnurlängen bis zu 30 % der SSL des Foeten als kurz, Werte ab 75 % als lang. Mit Recht betont er, daß der Reifegrad und

[1] Herrn Dr. H. Stephan danke ich besonders für die Überlassung des wertvollen Materials madagassischer Insektivoren sowie für Gewichtsangaben adulter Tiere.

Tabelle 1

Nabelschnurlängen bei Insektivoren und Primaten

Die in der Spalte „Autor" mit (SL) bezeichneten Zitate sind von SLIJPER (1960), die mit (ST) von STARCK (1957) und die mit (N) von NAAKTGEBOREN et al. (1966) übernommen.

Tier	SSL	NL	%	Autor	Bemerkungen Wurfgröße
Insectivora					
Setifer setosus 1964/91[1]	32,5	53,0	163	SPATZ	4 Foeten
Setifer setosus 1964/92	34,0	36,5	107	SPATZ	
Setifer setosus 1964/93	52,0	34,8	67	SPATZ	3 Foeten
Setifer setosus 1964/94	56,0	44,0	79	SPATZ	
Setifer setosus 1964/95	53,0	46,3	87	SPATZ	
Tenrec ecaudatus	38,0	38,0	100	ROLLESTON 1866 (ST)	
Hemicentetes semispinosus 1964/84	28,0	37,5	134	SPATZ	9 Foeten
Hemicentetes semispinosus 1964/85 a	26,0	38,5	148	SPATZ	
Hemicentetes semispinosus 1964/85 b	25,2	40,5	161	SPATZ	
Hemicentetes semispinosus 1964/85 c	27,2	37,0	136	SPATZ	
Hemicentetes semispinosus 1964/85 d	27,0	36,0	133	SPATZ	
Hemicentetes semispinosus 1964/88	41,0	62,5	152	SPATZ	3 Foeten
Hemicentetes semispinosus 1964/89	40,0	52,0	130	SPATZ	
Hemicentetes semispinosus 1964/86	42,5	47,5	112	SPATZ	8 Foeten
Hemicentetes semispinosus 1964/87 a	43,0	42,5	99	SPATZ	
Hemicentetes semispinosus 1964/87 b	46,3	41,0	89	SPATZ	
Hemicentetes semispinosus 1964/87 c	43,0	45,0	105	SPATZ	
Microgale dobsoni 1964/103	31,0	13,5	44	SPATZ	4 Foeten
Microgale dobsoni 1964/104	32,0	14,0	44	SPATZ	
Erinaceus europaeus	38,0	38,0	100	DAUBENTON 1799 (SL)	
Erinaceus europaeus	41,0	35,0	82	STARCK 1957	
Echinosorex gymnura	71,0	40–45	60	MEISTER and DAVIS 1953	„Close to term" 2 Foeten
Talpa europaea	15,0	7,0	47	STARCK 1957	

[1] Nummern der Sammlung des MPI für Hirnforschung.

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Tier	SSL	NL	%	Autor	Bemerkungen Wurfgröße
Talpa europaea	18,0	8,0	44	Starck 1957	
Talpa europaea	28,0	9,0	32	Starck 1957	
Elephantulus fuscipes 1962/45	30,0	25,0	83	Spatz	2 Foeten
Elephantulus fuscipes 1962/46	31,0	25,0	81	Spatz	
Elephantulus fuscipes 1962/47	42,0	29,0	69	Spatz	1 Foet, geburtsreif
Prosimiae					
Tupaia minor	21,5	7,0	33	Hill 1965	2 Foeten
Tupaia minor	29,0	20,0	69	Meister and Davis 1956 (ST)	2 Foeten
Tupaia glis 1959/5	50,0	24,5	49	Spatz	Neonatus, eingetrockneter Nabelschnurrest. N. war also möglicherweise länger. Plazenta nicht vorhanden. 3 Foeten.
Tupaia glis 1966/347	56,0	36,0	64	Spatz	Neonatus. Wurfgröße?
Tupaia glis 1960/108	70,0	37,0	53	Spatz	Neonatus, übertragen, tot geboren mit Plazenta. 1 Foet.
Tupaia tana	27,5	10,0	36	Meister and Davis 1958	2 Foeten
Tupaia spec.	50,0	24,0	48	Hill 1965	geburtsreif
Tupaia spec.	52,0	21,0	40	Hill 1965	geburtsreif
Lemur fulvus	—	—	43	Slijper 1957 (SL)	Neonat oder geburtsreif
Lemur fulvus	—	—	52	Naaktgeboren u. van Wagtendonk 1966	Neonat
Daubentonia madagascariensis	165,0	43,0	26	Hill and Bourne 1922 (ST)	
Galago crassicaudatus 1966/331	73,0	21,0	29	Spatz	Neonatus

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Tier	SSL	NL	%	Autor	Bemerkungen Wurfgröße
Tarsius spec.	ca. 30,0	ca. 8,0	ca. 27	Spatz	Messungen an Original-Bleistiftzeichnungen von Prof. Eugen Fischer. Foetus Nr. 774 (Hubrecht) in 1/1 u. 2/1 Darstellung.
Tarsius bancanus borneanus 1965/23	49,0	13,0	27	Spatz	
Ceboidea					
Callicebus spec	85,0	62,0	73	Starck 1957	
Alouatta seniculus SMF. Nr. 439[2]	90,0	159,0	177	Spatz	
Alouatta seniculus SMF. Nr. 266	104,0	100,0	96	Spatz	
Alouatta spec. SMF. Nr. 267	125,0	142,0	114	Spatz	
Alouatta spec.	130,0	130,0	100	Starck 1957	
Alouatta spec. SMF. Nr. 392	139,0	150,0	108	Spatz	
Alouatta seniculus SMF. Nr. 142	150,0	143,0	95	Spatz	
Alouatta seniculus SMF. Nr. 90.5907	160,0	226,0	141	Spatz	
Cebus apella 1966/170	136,0	100,0	74	Spatz	
Saimiri sciureus 1966/169	111,0	85,0	77	Spatz	
Callimico goeldii 1965/14	59,0	42,0	71	Spatz	Die von Lorenz und Heinemann (1967) angegebene SSL wurde als Bandmaß genommen.
Callimico goeldii 1966/303	64,0	36,3	56	Spatz	
Callimico goeldii 1965/46	70,0	35,0	50	Spatz	

[2] Nummern des Senckenberg-Museums Frankfurt. Ich danke Herrn Dr. Gutmann für die freundliche Erlaubnis, die Foeten der vergl.-anat. Sammlung des Museums zu vermessen.

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Tier	SSL	NL	%	Autor	Bemerkungen Wurfgröße
Callithrix pygmaea 1966/126a	46,0	25,0	54	Spatz	3 Foeten
Callithrix pygmaea 1960/75	55,0	40,0	73	Spatz	Neonat, 2 Exemplare
Callithrix jacchus SMF. Nr. 89 (a)	55,0	20,0	36	Spatz	Zwillinge
Callithrix jacchus SMF. Nr. 89 (b)	50,0	22,0	45	Spatz	
Callithrix jacchus 1966/565	64,0	22,5	34	Spatz	Neonat, 1 Exemplar
Callithrix leucocephala 1964/29 a	72,0	56,0	78	Spatz	Neonat, 2 Exemplare
Callithrix leucocephala 1964/29 b	72,0	53,0	74	Spatz	
Tamarinus imperator 1966/251	90,0	40,0	44	Spatz	Neonat, 2 Exemplare
Cercopithecoidea					
Macaca mulatta 1966/410	116,0	143,0	123	Spatz	
Macaca mulatta 1966/452	133,0	200,0	150	Spatz	
Macaca mulatta 1966/374	134,0	100,0	75	Spatz	
Macaca mulatta 1966/408	136,0	135,0	99	Spatz	
Macaca mulatta 1966/461	141,0	195,0	138	Spatz	
Macaca mulatta 1966/405	148,0	136,0	92	Spatz	
Macaca mulatta 1966/449	155,0	160,0	103	Spatz	
Macaca mulatta	181,0	195,0	108	Starck 1957	Neonat?
Macaca mulatta	—	—	70	Frommolt 1931 (SL)	Neonat?
Macaca mulatta	—	—	158	Slijper 1957 (SL)	Neonat?
Macaca irus 1966/394	100,0	133,0	133	Spatz	
Macaca irus	—	—	71	Frommolt 1931 (SL)	Neonat?
Macaca maurus	—	—	160	Slijper 1957 (SL)	Neonat?
Macaca spec. 1966/481	107,0	109,0	101	Spatz	

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Tier	SSL	NL	%	Autor	Bemerkungen
Macaca spec.	ca. 142,0	200,0	ca. 140	de Snoo 1942	
Cercocebus torquatus	—	—	104	Slijper 1957 (SL)	
Papio doguera	35,0	<35,0	<100	Spatz	von der Nabelschnur ist nur ein 35 mm langer Rest vorhanden, sie war also länger als 100 %.
Papio doguera	110,0	132,0	120	Starck 1957	
Papio hamadryas	33,0	25,0	80	Starck 1957	
Papio hamadryas	85,0	112,0	130	Starck 1957	
Papio hamadryas SMF. Nr. 90.5905	186,0	250,0	134	Spatz	
Theropithecus gelada	—	—	170	Slijper 1957 (SL)	Neonat?
Cercopithecus aethiops	28,0	31,0	110	Starck 1957	
Cercopithecus aethiops	110,0	90,0	82	Starck 1957	
Cercopithecus aethiops	113,0	120,0	105	Starck 1957	
Cercopithecus aethiops	135,0	100,0	88	Starck 1957	
Cercopithecus aethiops	140,0	125,0	90	Starck 1957	
Cercopithecus aethiops	140,0	125,0	90	Starck 1957	
Cercopithecus aethiops	145,0	130,0	90	Starck 1957	
Cercopithecus talapoin		140,0		Hill 1966	Neonat im Vergleich zur Mutter sehr groß
Presbytis (maurus?)		125,0		Bolk 1900	
Presbytis (maurus?)		100,0		Bolk 1900	
Presbytis (maurus?)		150,0		Bolk 1900	
Presbytis (maurus?)		75,0		Bolk 1900	geburtsreif?
Presbytis cristatus	140,0	110,0	78	Starck 1957	
„Gibbon“	142,0	210,0	148	Deniker 1885	

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Tier	SSL	NL	%	Autor	Bemerkungen
Hylobates concolor	185,0	210,0	113	Breschet 1845 (SL)	nach Schultz 1937 handelt es sich um „one of the short-tailed macaques" (p. 73)
Hylobates moloch leuciscus	—	—	106	Slijper 1957 (SL)	
Hominoidea					
Pongo pygmaeus	—	—	230	v. Doorn (SL)	
Pongo pygmaeus	—	600,0	200	Fox 1929 (SL)	
Pongo pygmaeus	—	—	4	Yerkes 1953 (SL)	
Pongo pygmaeus	—	500,0	—	Graham-Jones & Hill 1962 (N)	
Pongo pygmaeus	—	800,0	—	Naaktgeboren et al. 1962	
Pan troglodytes	71,0	190,0	268	Starck 1957 und 1960	% nach verbesserter Längenangabe Starck (1960) berechnet
Pan troglodytes SMF. Nr. 90.5908	250,0	390,0	156	Spatz	geburtsreif
Pan troglodytes	250,0	430,0	172	Naaktgeboren et al. 1966	Neonat
Pan troglodytes 1965/66	251,0	580,0	231	Spatz	Neonat (Totgeburt)
Pan troglodytes	300,0	490,0	163	Fox 1929	Neonat
Pan troglodytes	250,0	582,0	232	Schultz and Snyder 1935 (N)	Neonat
Pan troglodytes	—	1000,0	300	Steinbacher 1940 (N)	Neonat
Pan troglodytes	—	—	178	Slijper 1960	Neonat
Pan troglodytes	—	—	184	Slijper 1957 (SL)	Neonat
Pan troglodytes	—	—	243	Slijper 1957 (SL)	Neonat

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Tier	SSL	NL	%	Autor	Bemerkungen
Pan troglodytes	—	390,0	—	Wislocki 1933 (ST)	
Pan troglodytes	—	530,0	—	Wislocki 1933 (ST)	
Pan troglodytes	—	540,0	—	Wislocki 1933 (ST)	
Pan troglodytes	—	455,0	—	Naaktgeboren et al. 1966	
Pan troglodytes	—	630,0	—	Naaktgeboren et al. 1966	
Pan troglodytes	—	740,0	—	Naaktgeboren et al. 1966	Neonatus
Pan paniscus	193,0	230,0	119	Wislocki 1933 (ST)	
Pan paniscus	—	1000,0	—	Kirchshofer 1962 (N)	Neonat
Gorilla g. gorilla	234,0	460,0	157	Babor und Frankenberger 1930	geburtsreif; Nabelschnur in Nähe d. Placenta abgeschn., war also etwas länger!
Gorilla gorilla SMF. Nr. 90.5908	255,0	430,0	169	Spatz	geburtsreif
Gorilla g. gorilla („Goma“)	280,0	650,0	232	Ludwig 1961 (N)	
Homo sapiens	—	—	140	Naaktgeboren et al. 1966	Mittelwert
Homo sapiens	—	—	200	Slijper 1960	Mittelwert

die relative Größe des Foeten zum Zeitpunkt der Geburt sowie die absolute Größe der Mutter und die anatomischen Gegebenheiten der mütterlichen Geburtswege als Faktoren, die u. U. die Länge der Nabelschnur beeinflussen könnten, bei vergleichenden Untersuchungen berücksichtigt werden müssen. Auch die Anzahl der Jungen pro Wurf könnte eine Rolle spielen.

Was läßt sich nun auf Grund der in den Tabellen 1 und 2 zusammengestellten, noch immer sehr lückenhaften und vor allem zahlenmäßig unzureichenden Daten aussagen?

Die Insectivora, die als „eine Zusammenfassung divergierender Stammeslinien, die in ihrer Organisation primitiv“ sind (Remane 1961), aufgefaßt werden müssen, zeigen auch in bezug auf die NL ein zunächst sehr uneinheitliches Bild; die relative NL variiert von 32 % bei einem *Talpa*-Foeten bis zu 163 % bei einem *Setifer*.

Tabelle 2

Durchschnittswerte der relativen Nabelschnurlängen bei Insektivoren und Primaten

Gruppe	rel. NL	Anzahl	Bemerkungen
Tenrecinae	118 %	17	Jungenzahl: 2—32; Geburtszustand: Nesthocker, jedoch reifer als Erinaceidae, Talpidae, Soricidae; Körpergröße: mittelgroß bis groß.
Oryzorictinae	44 %	2	Jungenzahl: 2—4; Körpergröße: klein bis mittelgroß.
Erinaceidae	81 %	3	Jungenzahl: 2—10; Geburtszustand: Nesthocker, weniger reif als Tenrecinae; Körpergröße: groß.
Talpidae	41 %	3	Jungenzahl: 2—9; Geburtszustand: Nesthocker, weniger reif als Tenrecinae; Körpergröße: klein.
Macroscelididae	78 %	3	Jungenzahl: 1—2; Geburtszustand: Nestflüchter, reif; Körpergröße: klein (Elephantulus).
Tupaiidae	49 %	8	Jungenzahl: 1—3; Geburtszustand: Nesthocker, unreif; Körpergröße: klein bis mittelgroß.
Lemuridae	48 %	2	
Daubentoniidae	26 %	1	
Galaginae	29 %	1	
Tarsiidae	27 %	2	
Prosimiae	37 %	14	
Callithricidae	55 %	8	Jungenzahl: 1—3; Körpergröße: klein.
Callimiconidae	59 %	3	Jungenzahl: 1; Körpergröße: mittel.
Callicebus, Cebus, Saimiri	72 %	3	
Alouatta	119 %	7	
Ceboidea	73 %	21	
Macaca	115 %	15	
Cercopithecus	93 %	8	
Übrige	115 %	8	
Cercopithecoidea	108 %	31	
Hylobatidae	122 %	3	
Pongo	215 %	2	die von Yerkes zitierten 4 % sind als wahrscheinlich nicht normal unberücksichtigt.
Pan	205 %	11	
Gorilla	186 %	3	
Pongidae	201 %	16	
Homo	140—200 %		der von Starck (1957) angegebene Mittelwert von 100 % ist auf die Standhöhe bezogen.

Die Anzahl der Jungen pro Wurf hat keinen Einfluß auf die NL. *Tenrec* mit durchschnittlich 12—16 Jungen (aber bis zu 32; HERTER 1962), *Hemicentetes* mit etwa 8 Jungen und *Setifer* mit offenbar noch geringerer Jungenzahl (nach unveröffentlichten Angaben von STEPHAN) zeigen untereinander keine deutlichen Unterschiede und haben ebenso wie *Erinaceus* mit rund 8 Jungen pro Wurf lange Nabelschnüre. Auch *Talpa* hat mit bis zu 9 eine hohe Jungenzahl, aber kurze Nabelschnüre, während *Elephantulus* nur 1—2 Junge wirft bei einer Nabelschnur von mittlerer Länge.

Die höchsten relativen Werte treten bei den im Körper großen Tenrecinen und Erinaceiden mit durchschnittlich 118 % bzw. 81 % auf. Der wesentlich kleinere *Elephantulus* kommt ihnen mit 78 % sehr nahe, die kleinen Formen *Microgale* und *Talpa* weisen dagegen mit unter 50 % viel niedrigere Werte auf. Es besteht also bei Insectivora ein gewisser Zusammenhang zwischen Artgröße und NL, wogegen die relative Geburtsgröße (s. Tabelle 3) ebenso wenig Anhaltspunkte ergibt wie die Anzahl der Jungen.

Ein etwas klareres Bild zeichnet sich ab, wenn man mit der Körpergröße der Art den Reifegrad des Neonaten berücksichtigt. Nach EISENBERG und GOULD (1967) entwickeln sich die Jungen der Tenrecinen deutlich rascher als die von *Erinaceus, Talpa* und Soriciden. Nach eigenen unveröffentlichten Untersuchungen ist die Verknöcherung des Kopfskelettes bei *Setifer* und besonders bei *Hemicentetes* wesentlich weiter fortgeschritten als bei neugeborenen Igeln und Spitzmäusen. Die Neonaten von *Elephantulus* sind als Nestflüchter (STARCK 1949, HOESCH 1959) schon sehr weit entwickelt. Artgröße und Reifegrad des Neonaten könnten also bei Insektivoren einen Einfluß auf die NL haben: bei den im Körper großen Tenrecinen mit verhältnismäßig reifen Jungen liegt die relative NL etwas höher als beim etwa gleich großen, aber unreifer zur Welt kommenden Igel. Unter den körperkleinen Formen zeigt der Nestflüchter *Elephantulus* mit Abstand den höchsten Wert, bleibt aber unter dem der großen Formen.

Die Variabilität kann sogar innerhalb eines Wurfes erheblich sein und erreicht ein wesentlich höheres Ausmaß als die Schwankungen der Körperlänge der Foeten. Über Schwankungen der relativen NL während der Ontogenese läßt sich an Hand des vorliegenden Materials nichts aussagen.

Bei den Primaten heben sich die 4 Gruppen Prosimae, Ceboidea (hier zumindest die Callithricidae und *Callimico)*, Cercopithecoidea (+ Hylobatidae) und Hominoidea (ohne Hylobatidae) bezüglich der Länge ihrer Nabelschnur recht deutlich voneinander ab (Tabelle 2).

Die Prosimiae besitzen durchweg kurze bis mittellange Nabelschnüre. Die höchsten Werte finden sich bei *Tupaia* (bis 69 %, durchschnittlich 49 %) und *Lemur*, während

Tabelle 3

Relatives Geburtsgewicht bei einigen Insectivoren und Primaten

Tier	Gewicht ♀ ad. in Gramm	Gewicht Neonat in Gramm	%
Setifer setosus	315	25	8
Hemicentetes semispinosus	125	10	8
Erinaceus europaeus	850	15	2
Tupaia glis	180	11	6
Galago crassicaudatus	800	40	5
Tarsius	114	24	21
Saimiri sciureus	635	85	12
Callimico goeldii	470	45	10
Callithrix jacchus	280	26	9
Macaca mulatta	6 200	435	7
Hylobates	5 400	400	7
Pongo pygmaeus	55 000	1 800	4
Pan troglodytes	40 000	1 200	3
Gorilla gorilla	73 000	2 000	3
Homo sapiens	65 000	3 250	5

Daubentonia, Galago und *Tarsius* um 28 % zeigen. Eine Abhängigkeit der NL von Körpergröße und Geburtszustand läßt sich bei Prosimiae ebenso wenig finden wie Beziehungen zur relativen Geburtsgröße: der große *Galago crassicaudatus* mit einem relativen Geburtsgewicht von 5 % weist einen ebenso niedrigen Wert der relativen NL auf wie *Tarsius* mit 21 % relativem Geburtsgewicht (Tabelle 3); ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Tupaia* und *Lemur.* Von Interesse dürfte ein Vergleich großer und kleiner Formen innerhalb der Lemuridae *(Lemur — Microcebus)* und Galagidae sein. Vergleicht man *Tupaia* mit den Insektivoren, so läßt sie sich nach Artgröße und Reifezustand der Neonaten ganz gut in das für diese Gruppe sich abzeichnende Schema einordnen: *Tupaia* ist größer als *Elephantulus,* wird aber als typischer Nesthocker geboren; die relative NL ist kleiner als bei *Elephantulus.* Der Reifegrad der neonaten *Tupaia* ist — beurteilt nach der Verknöcherung des Kopfskelettes (Spatz 1964) — etwas weiter fortgeschritten als bei *Erinaceus,* die Tupaiiden sind aber wesentlich kleiner als der Igel: die relative NL ist bei *Tupaia* kleiner (Tabelle 2), hingegen aber größer als beim kleineren und unreifer geborenen Maulwurf. Schlüsse auf die verwandtschaftliche Stellung von *Tupaia* lassen sich gewiß weder aus der Übereinstimmung der relativen NL mit *Lemur* noch aus dem Vergleich mit Insektivoren ziehen.

Für *Tarsius* erwähnt auch De Snoo (1942), daß die Nabelschnur sehr kurz und die Kürze von einer „Eigentümlichkeit der Plazenta . . . , nämlich einer stielartigen Insertion" abhängig sei (l. c. p. 150).

Bei den Platyrrhinen finden sich mittellange bis lange Nabelschnüre (Mittelwert 73 %). Die Korrelation zwischen Körpergröße und NL kommt in dieser Gruppe sehr deutlich zum Ausdruck: mit 55 % relativer NL weisen die kleinen Callithriciden den niedrigsten Wert auf; der etwas größere *Callimico* hat 59 %. Etwas höher liegen mit 72 % die kleinen Vertreter der Cebidae, während *Alouatta,* ungefähr von der Größe des Rhesusaffen, mit 119 % relativer NL sich deutlich von den anderen Formen abhebt. Ein Zusammenhang zwischen NL und Zahl der Jungen pro Wurf ist auch bei Platyrrhinen nicht nachweisbar.

Ein etwas reicheres Material steht von Altweltaffen zur Verfügung, so daß für einige Vertreter dieser Gruppe einigermaßen gesicherte Durchschnittswerte angegeben werden können. Die kleinste der erfaßten Arten, *Cercopithecus aethiops,* weist mit 93 % den niedrigsten Wert auf; *Macaca* liegt mit 115 % schon deutlich höher. Die Spitze wird mit großem Abstand von den Pongiden und *Homo* mit 200 % resp. 140 bis 200 % gehalten. Zumindest bei den Anthropoidea besteht also eine Relation zwischen Artgröße und relativer NL. Ein weiterer Faktor dürfte in der relativen Geburtsgröße zu finden sein (Tabelle 3). Drückt man diese durch das Geburtsgewicht in % des ♀-Adultgewichtes (Durchschnittswerte) aus, so findet man für Hominoidea (Pongidae und *Homo)* einen Wert zwischen 3 % und 5 %, das Neugeborene ist also relativ klein. Für *Macaca* liegt der Wert bei 7 % (Schultz 1937), bei *Callithrix jacchus, Callimico* und *Saimiri* zwischen 9 % und 12 %. Große Arten mit relativ kleinen Neonaten haben also längere Nabelschnüre als kleine Arten mit relativ großen Neonaten — bezogen auf die Anthropoidea. Bei den Halbaffen treffen diese Relationen nicht zu, wie oben ausgeführt.

Über Ursache und Bedeutung der Länge der Nabelschnur sind verschiedene Überlegungen angestellt worden. Bolk (1900) glaubt, daß der Verlauf der Nabelschnur vom Foeten zur Plazenta bei *Homo* „wohl zum größten Teil von der Länge" abhängig sei, bei *Presbytis (Semnopithecus)* jedoch sei „die Länge . . . abhängig vom Verlauf des Stranges" (l. c. p. 619). Eine Begründung hierfür gibt Bolk nicht.

Nach De Snoo (1942) ist die Länge der Nabelschnur in Anpassung an den Modus der Uteruskontraktionen entstanden; aperistaltische Kontraktionen (Affe, Mensch) erlauben die Ausbildung einer langen Nabelschnur, da hierbei die Gefahr eines Nabelschnurvorfalles während der Geburt gering sei. Zudem steht bei Primaten, bei denen

die aufrechte Körperhaltung eine häufig eingenommene Position sei, der Kopf des Foeten schon früh tief und schließt den Beckenring ab, die Gefahr eines Nabelschnurvorfalles weiter verringernd. Bei multiparen Säugern mit peristaltischen Uteruskontraktionen, zu denen auch die Insektivoren zu zählen sind, müßte nach De Snoo die Nabelschnur kurz sein — siehe aber die im Körper großen Insektivora. Im übrigen wird durch eine relativ kurze Nabelschnur weder der Vorfall noch die Gefahr der Nabelschnurumschlingung verhindert, wie Beobachtungen von Buettner-Janusch (1967) an einem *Lemur fulvus* (Vorfall) und von De Snoo selbst und Slijper (1960) am Kamel (Strangulation) zeigen.

Slijper (1960) bringt die lange Nabelschnur der Primaten mit der arboricolen Lebensweise der Tiere in Zusammenhang: eine lange und derbe Nabelschnur verankert das Neugeborene fest an der Mutter, bis es einen sicheren Platz an deren Brust eingenommen hat; die Gefahr des Abstürzens wird verringert. Die Plazenta wird erst Minuten später ausgestoßen. Die lange Nabelschnur des Menschen sei als Erinnerung an die baumlebenden Vorfahren zu deuten. Die gerade bei Hominoidea extreme Verlängerung scheint mir allerdings schlecht zu dieser Vorstellung zu passen, da die Jungen bei Pongiden in einem Nest und bei *Homo* am Boden geboren werden, eine Absturzgefahr also kaum besteht. Auch die Kürze der Nabelschnur der Halbaffen, von denen zumindest *Tarsius* nicht innerhalb eines Nestes wirft, findet mit dieser Überlegung keine Erklärung.

Starck (1957) hält eine gruppenspezifische Fixierung für wahrscheinlich, eine Annahme, die durch die hier zusammengetragenen Daten durchaus gestützt wird. Nur innerhalb von Verwandtschaftsgruppen lassen sich die NL unter Umständen beeinflussende Faktoren wie Körpergröße, Geburtsgröße, Reifezustand zur Zeit der Geburt, feststellen. Die Anzahl der Jungen pro Wurf spielt offenbar grundsätzlich keine Rolle.

Als Fazit bleibt festzustellen, daß noch so gut wie nichts über die Ursachen bekannt ist, die bei verschiedenen Säugergruppen zu unterschiedlichen Längen der Nabelschnur führen. Die Kenntnis weiterer Daten ist daher von Interesse; insbesondere muß, wie schon Starck hervorhob, neben den Faktoren, die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung berücksichtigt werden konnten, Wert auf Verschiedenheiten und morphologische und physiologische Besonderheiten des feto-maternen Komplexes (Geburtsweg, Uterus, Plazenta, Haltung des Foeten in utero [„Fruchtwalze"] etc.) gelegt werden (gestielte Plazenta bei *Tarsius)*, auch die Lebensweise der Art (boden-, baum-, wasserlebend) muß mit einbezogen werden. Gewiß aber darf der Länge der Nabelschnur keine allzu große Bedeutung beigelegt werden, da sowohl extrem kurze wie extrem lange Nabelschnüre bei ein und derselben Art eine normale Entwicklung und Geburt des Foeten zulassen, wie das Beispiel *Pongo* (4 % und 230 % relative NL) zeigt; auch bei *Homo* sind extreme Längenunterschiede bekannt.

Trotzdem bleibt die Tatsache bestehen, daß bestimmte Säugergruppen sich von anderen durch im Durchschnitt signifikant unterschiedliche NL abheben.

Zur Lösung des anstehenden Problems dürfte von humangynäkologischer Seite mancher Beitrag zu erwarten sein. Es käme zunächst darauf an, über längere Zeiträume systematisch Daten wie Nabelschnurlänge, Sitzhöhe des Foeten, Gewicht des Foeten, Normalgewicht der Mutter, Zahl der Schwangerschaften, Besonderheiten der Plazenta u. a. zu sammeln und zu prüfen, ob sich Zusammenhänge erkennen lassen. Es wäre auch zu prüfen, ob innerhalb näher verwandter Gruppen (Familien) gewisse Längen gehäuft anzutreffen sind usw. Der Mensch stellt ein äußerst lohnendes Untersuchungsobjekt dar, da prägnante Daten in unbegrenzter Anzahl ohne großen Aufwand erreichbar sind.

Zusammenfassung

Eine Zusammenstellung aller erreichbaren Daten über Nabelschnurlängen bei Insektivoren und Primaten ergibt folgendes: Bei den Insektivoren reicht die relative Länge der Nabelschnur von 41 % (Talpidae) bis zu 118 % (Tenrecinae) der Länge des Foeten. Innerhalb dieser Gruppe scheint die Länge der Nabelschnur mit dem Reifezustand bei der Geburt und mit der Artgröße korreliert zu sein.

Die Prosimiae haben kurze bis mittellange Nabelschnüre; 28 % bei *Daubentonia, Galago crassicaudatus* und *Tarsius,* 49 % bei *Tupaia* und *Lemur.* Es läßt sich keine Beziehung zwischen Nabelschnurlänge und Geburtszustand oder Artgröße finden.

Innerhalb der Anthropoidea ist dagegen eine deutliche Korrelation mit der Artgröße feststellbar: die relative Nabelschnurlänge reicht von 55 % bei Callithriciden über 59 % *(Callimico),* 72 % (kleine Cebidae), 93 % *(Cercopithecus),* 115 % *(Macaca),* 119 % (Alouatta) bis zu 200 % bei *Homo* und Pongiden.

Es liegt nahe, eine gruppenspezifische Fixierung der Nabelschnurlänge anzunehmen; nur innerhalb von Verwandtschaftsgruppen ist eine Beziehung zwischen Nabelschnurlänge und Geburtszustand bzw. Artgröße feststellbar.

Summary

All data, concerning the length of the umbilical cord in Insectivora and Primates, known from literature and own measurements, are listed and compared. The results are as follows:

The relativ length of the umbilical cord ranges from 41 % (Talpidae) to 118 % (Tenrecinae) in Insectivora. Within this group body size of the adult animal and degree of maturity at birth seem to be correlated to the length of the cord.

The Prosimiae have umbilical cords of short or medium size varying from 28 % *(Daubentonia, Galago crassicaudatus, Tarsius)* to 49 % *(Tupaia, Lemur).* Neither body size of adults nor the relative size and the degree of maturity of the neonates are related to the length of the cord in the forms investigated.

The Anthropoidea show relative long umbilical cords. The lowest values are to be found in the Callithricidae (55 %) and *Callimico* (59 %) followed by the smaller Cebidae (72 %), *Cercopithecus* (93 %), *Macaca* (115 %), and Hominoidea *(Homo:* 140—200 %; Pongidae 200 %). The species' size and relative size at birth are correlated to the length of the umbilical cord in Anthropoidea.

The number of young per litter shows no relations to the length of the cord in insectivores and primates.

The length of the cord seems to be typically fixed within groups of related mammals; within these groups, factors as body size of the adults and relative size and degree of maturity of the fetuses at birth may be correlated to the length of the cord, perhaps influence it.

Literatur

Babor, J. F., und Frankenberger, Z. (1930): Studien zur Naturgeschichte des Gorillas. I. Biologica Generalis **6**, 553—632.

Bolk, L. (1900): Beiträge zur Affenanatomie. I. Untersuchungen am schwangeren Uterus von *Semnopithecus.* Morph. Jb. **28**, 565—623.

Buettner-Janusch, J. (1967): A lemur research colony. Int. Zoo Yearbook **7**, 197—200.

Deniker, J. (1885): Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoides. Foetus de gorille et de gibbon, comparés aux foetus humains et aux anthropoides jeunes et adultes. Arch. Zool. Exp. Gén. Suppl. **3**. Mém. 1—265.

Eisenberg, J. F., and Gould, E. (1967): The maintenance of tenrecoid insectivores in captivity. Int. Zoo Yearbook **7**, 194—196.

Fox, H. (1929): The birth of two anthropoid apes. J. Mammal. **10**, 37—51.

Herter, K. (1962): Über die Borstenigel von Madagaskar (Tenrecinae). Sitzber. Ges. Nat. forsch. Fr. Berlin (N. F.) **2**, 5—37.

Hill, J. P. (1965): On the placentation of *Tupaia.* J. Zool. **146**, 278—304.

Hill, W. C. O. (1966): Laboratory breeding, behaviourial development and relations of the talapoin. Mammalia **30**, 353—370.

Hoesch, W. (1959): Elefanten-Spitzmäuse in Freiheit und Gefangenschaft. Natur und Volk **89**, 53—59.

Lorenz, R., und Heinemann, H. (1967): Beitrag zur Morphologie und körperlichen Jugendentwicklung des Springtamarins *Callimico goeldii* (Thomas, 1904). Folia primat. **6**, 1—27.

Meister W., and Davis, D. D. (1953): Placentation of a primitiv insectivore *Echinosorex gymnura.* Fieldiana: Zool. **35**, 11—26.

— (1958): Placentation of the terrestrial treeshrew *(Tupaia tana)*. Anat. Rec. **132**, 541—548.
Naaktgeboren, C., und Vandendriessche, W. (1962): Beiträge zur vergleichenden Geburtskunde. I. Z. Säugetierkunde **27**, 83—110.
Naaktgeboren, C., und Wagtendonk, A. M. (1966): Wahre Knoten in der Nabelschnur nebst Bemerkungen über Plazentophagie bei Menschenaffen. Z. Säugetierkunde **31**, 376 bis 382.
Remane, A. (1961): Probleme der Systematik der Primaten. Z. wiss. Zool. **165**, 1—34.
Schultz, A. H. (1937): Fetal growth and development of the rhesus monkey. Contrib. Embryol. **155**, 71—98.
— (1942): Growth and development of the proboscis monkey. Bull. Mus. Comp. Zool. **89**, 279—314.
Slijper, E. J. (1936): Die Cetaceen, vergleichend anatomisch und systematisch. Gravenhage.
— (1960): Die Geburt der Säugetiere. Kükenthals Hb. d. Zoologie **8** (25), 1—108.
De Snoo, K. (1942): Das Problem der Menschwerdung im Lichte der vergleichenden Geburtshilfe. G. Fischer Verlag, Jena.
Spatz, W. B. (1964): Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese des Cranium von *Tupaia glis* (Diard 1820). Morph. Jb. **106**, 321—416.
Starck, D. (1949): Ein Beitrag zur Kenntnis der Placentation bei den Macroscelididen. Z. Anat. **114**.
— (1957): Über die Länge der Nabelschnur bei Säugetieren. Z. Säugetierkunde **22**, 77—86.
— (1960): Das Cranium eines Schimpansenfetus *(Pan troglodytes* [Blumenbach, 1799]) von 71 mm Sch. St. Lg., nebst Bemerkungen über die Körperform von Schimpansenfeten. Morph. Jb. **100**, 553—647.

Anschrift des Verfassers: Dr. Wolfbernhard B. Spatz, Max-Planck-Institut für Hirnforschung, 6 Frankfurt/Main-Niederrad, Deutschordenstraße 46

The Classification of the Gibbons (Primates, Pongidae)

By Colin P. Groves

Eingang des Ms. 25. 8. 1967

Although the gibbons are commonly placed in a family of their own, Hylobatidae, the available evidence indicates that they are true Pongidae, and that their special features are due largely to their small size. One of the reasons why they have been placed in a special family is the assumption that they have a long evolutionary history; the Miocene—early Pliocene genus *Pliopithecus (synonym Limnopithecus)* has been usually regarded as an ancestral gibbon, and lately Simons (1965) has suggested that *Aeolopithecus,* from the Oligocene of the Fayûm, is a still earlier representative of the stock.

The idea that *Pliopithecus* has anything to do with the gibbons has been adequately dispelled by Ferembach (1958). The resemblances of *Aeolopithecus* to the living gibbons are more tangible, but it is not unlikely that any Primate of Pongid affiliation would come to resemble gibbons superficially as a simple consequence of a decrease in size. Since both *Pliopithecus* and *Dryopithecus* (synonym *Proconsul* [Simons and Pilbeam (1965)]) had a limb morphology that was decidedly not that of a specialised brachiator, it follows that very extensive convergence must be assumed to have occurred, between their postulated descendents, the Gibbons and the Great Apes respectively. While not impossible, the principle of Occam's razor makes it at present more reasonable to suppose that all the living Hominoidea are descended from a single Miocene or early Pliocene stock, be it *Dryopithecus, Pliopithecus* or a genus as yet unknown. If

the apes were not yet brachiators at the *Dryopithecus* stage, then (since they all today have a brachiating morphology) the separation of the lines leading to modern forms is most easily imagined to have postdated that time.

Another reason for the common supposition of a long separate history for the gibbons has been their possession of undoubted features separating them from the other apes and recalling the Cercopithecoid monkeys. As the most important of these features may be mentioned the presence of ischial callosities, the very dense coat of hair, and the absence of the apes' paired laryngeal sacs. But SCHULTZ has shown (1927, 1933) that not only do callosities occur in a certain number of chimpanzees and orang utans, but in some species of gibbon they do not develop until long after birth. The possession of callosities seems to be an ancestral Pongid characteristic, which has been lost in varying degrees in living Pongids. The long tail and quadrupedal morphology of *Pliopithecus* (ZAPFE 1959) suggests that this form might have had ischial callosities, and so also might *Dryopithecus,* whose locomotor pattern was entirely similar.

Similarly, the occurrence of a great density of hair varies with the species of gibbon; while two species do show a laryngeal sac, which is not paired however.

The species of gibbon showing the greatest similarity to the great apes is the Siamang, currently known as *Symphalangus syndactylus.* This is the species with the latest development of ischial callosities, the least dense hair, and the most conspicuous laryngeal sac. It also happens to be the largest species. If the small size of the gibbons is regarded as a secondary phenomenon, then it is easy to see the Siamang as a surviving primitive form. The alternative viewpoint, that the features of callosities, hairy coat and laryngeal sac are allometrically determined, is untenable as they occur separately in two other smaller species, *Hylobates concolor* and *H. klossii.*

A third theory suggests itself, namely that the ancestral pongids were small, and the Siamang and great apes have separately increased in size; but this again would be demanding a great deal of convergent evolution in the features mentioned above.

Turning from a consideration of the position of the gibbons among the Hominoidea, the interrelationships of the species of gibbons may now be considered. The taxonomy of these animals has been made more difficult than it need be by an exaggerated idea of the amount of variability occurring within a given population. It should be emphasised that different forms of gibbons must always be compared age for age and sex for sex; and that the locality of collection must be taken very carefully into account. When this is done, the supposed variability (especially in regard to colouration) diminishes sharply. For example, POCOCK (1927) spoke of the very variable colouration of *Hylobates hoolock;* this impression was disproved by MCCANN (1933) who revealed the very remarkable age-changes in colour undergone by this species, once during the lifetime of the male, and twice during the lifetime of the female. ELLIOT (1913) remarked on the change in colour of a female *Hylobates nasutus (= H. concolor concolor)* as "presenting a striking and unanswerable evidence of the mutability of the colouring . . . and its worthlessness as a specific character". It happens that *H. concolor* undergoes a series of colour-changes exactly like that of *H. hoolock,* which take place at set periods in the life-cycle, not in a haphazard fashion as ELLIOT implies. POCOCK (1927) also spoke of a very great colour variability in his race *Hylobates lar lar;* in this instance, it was insufficient attention to locality that was at fault, as his *H. l. lar* is in fact a composite of two distinct subspecies, one from Malaya and one from Tenasserim and Peninsular Siam, which each show two clear-cut colour phases which are characteristic for each of the two. The phenomenon of colour-phases also occurs in a third race of *H. lar* (unknown to POCOCK) and in *H. agilis,* which may also be a race of *H. lar.* The phases — like the sexually-linked phases of *H. hoolock* and *H. concolor* — are discrete and clear-cut, and there are no intermediates between them; for example, in the Malay race of *H. lar* the pale phase is a light

creamy and the dark phase a medium brown, while in the Tenasserim race the pale phase is honey-coloured and the dark phase nearly black.

Another bar to a correct assessment of gibbon taxonomy has been the change in meaning of the name *Hylobates concolor*. Up to the time of ELLIOT (1913) this name implied the Bornean gibbon, now known as *Hylobates muelleri* (although FRISCH (1965) calls it *H. moloch*, which is correct procedure if one includes the Javan gibbon in the same species; but FRISCH explicitly does not, so his choice of name is indefensible). But POCOCK (1927) and others began to transfer the name to the Indo-Chinese gibbon, known previously as *H. leucogenys, hainanus* or *nasutus*. The name-change escaped the notice of SCHULTZ (1930; 1933) who invariably means the Bornean gibbon when he uses this name: all the catalogue numbers he lists for *H. concolor* in the U. S. National Museum are those of gibbons from Borneo. Thus his rejection, by inference, of MILLER's (1933) subgenus *Nomascus* for *Hylobates concolor* (SCHULTZ, 1933:418) is based on a misunderstanding – for the only specimens of *H. concolor* (as used at present) which SCHULTZ had seen for his 1933 paper were those listed as *H. leucogenys*.

The study of a number of specimens of *H. concolor* by the present author makes it clear that this species can be distinguished from the others by very similar features to those which SCHULTZ used in distinguishing the Siamang. The question will now be considered of what is the correct placement of the species *H. concolor*, in regard to both the true gibbons, the Siamang, and the so-called Dwarf Siamang, *H. klossii*.

The intermembral index, as shown by SCHULTZ (1. c.) varies in the true gibbons, genus *Hylobates*, from 120.5 to 136.0; while in the Siamang the values are 141.5 to 155.0. SCHULTZ had no skeletons of *H. concolor*, but the intermembral index taken externally on two specimens was higher than in others of his genus *Hylobates*. Seven skeletons measured by the present author in the U. S. National Museum and the Field Museum of Natural History, Chicago, show a range of 137.2 to 150.0 – overlapping that of the Siamangs and just failing to overlap that of the other gibbons. Thus *H. concolor* is somewhat Siamang-like in this character; on the other hand *H. klossii* falls within the range of the other gibbons.

The male reproductive organs show interesting variations among the species of gibbons. HILL and KANAGASUNTHERAM (1959) report on dissections of various specimens, and make a survey of the literature in an attempt to gather a body of data on this subject, particularly on testicular descent and the presence or absence of a scrotum. But because they fail to appreciate that the name *Hylobates concolor* has had a different significance for different authors, their survey appears confusing. Reference to the original sources – WISLOCKI (1936), SELENKA (1903), WELCH (1911) and MATTHEWS (1946) makes it clear that the testes descend in all gibbons during a growth stage when the sitting height is 280 to 340 mm., and that in *Hylobates* s. s., as well as in *H. klossii*, there are no well-defined scrotal sacs and the testes lie in two small folds of skin which are parapenial to prepenial in position; in the Siamang these folds are parapenial to postpenial in position; while in *H. concolor* there is a true pendulous or semipendulous scrotum which is postpenial in position. GERHARDT (1909) and DE BEAUX (1917), as well as HILL and KANAGASUNTHERAM (1959) give a little information on the baculum. It would appear that in *Hylobates* s. s. the baculum is 2.75 to 3 mm. long, in *H. concolor* 9 mm. long, and in the Siamang 7 to 14.5 mm. long; but the number of specimens is very few, and it would be necessary to confirm these measurements, as well as any supposed differences in shape, with many more specimens before any use can be made of data on the baculum for taxonomic purpose. On the other hand, the evidence for testicular position is relatively plentiful, being based on 17 specimens of Hylobates s. s., six of the Siamang, one *H. klossii* and seven *H. concolor*.

SCHULTZS' data on the extent and amount of webbing between toes II and III are

interesting to consider here. Of 44 specimens of *Hylobates* s. s., only 15,9 % have webbing extending beyond the distal end of the first phalanx between these two toes; but all of 14 Siamangs, all of 4 *H. klossii* and none of five *H. concolor* have this condition. This feature, too, needs to be checked on more specimens, but provisionally may be taken to indicate a close kinship between the "Dwarf Siamang" and the large Siamang, with the Concolors standing at the opposite end of the spectrum.

SCHULTZ also gives data on the density of hair. In both large and small Siamangs, the hair is comparatively sparse, while in *Hylobates* s. s. the density is much more than twice as great on scalp and back, and nearly twice as great on the chest. It becomes essential to check this important feature in *H. concolor;* it must be done on entire preserved specimens, as there is too much risk of shrinkage or stretching on loose skins. The present author believes this feature to be one of the most important single classificatory characters among gibbons.

The throat of members of *Hylobates* s. s. is thickly haired; but in the Siamang it possesses a very large naked throat sac, used to make a deeply resonant booming note. The male *H. concolor* has a small throat sac; COOLIDGE (1933) states that "the male . . . would answer her with a booming cry of two notes very much lees piercing (than the female's call), but with a peculiar carrying quality". In *H. klossii* there is a very thinly haired throat area, but no sac; CHASEN and KLOSS (1927) state (p. 809, n. 1), "Dr. W. L. ABBOTT's schooner 'Terrapin' anchored off the Pagi Islands one afternoon in 1902; and I well remember the astonishment with which we heard at sunrise next day the undoubted cries of gibbons from the forest of these small islands. Nobody who has heard the voice of both gibbon and siamang can possibly mistake the two".

On the forearm the hair of the Siamang points upwards towards the elbow, but in all other gibbons towards the thumb, with the exception of the Dwarf Siamang in which it is variable (CHASEN and KLOSS, l. c.). In *H. concolor* the direction of hair on the vertex is upward, and the hair here tends to be elongated in the centre (to form a tuft) in males, but at the side in females. In all other gibbons the direction of hair on the vertex is backward, without any sexual differential pattern.

The colouration of both large and small Siamangs is black, with perhaps a few white hairs in the mouth region, but no pattern around the face. In the *lar-hoolock* group of true gibbons there is a face-ring, which may be reduced to a mere brow-band. In *H. concolor* there is no white above the eyes, but in the more southerly subspecies there are extensive white or rusty-coloured cheek-whiskers (northern races are black). The females of *H. concolor* have a black streak from the top of the head to the nape of the neck; in *Hylobates* s. s. this black mark, where it occurs, has become a rounded cap.

According to the (rather meagre) data of SCHULTZ (1930, 1933) the ischial callosities begin to develop immediately after birth in the true gibbons, but late in infantile growth in *H. concolor (= leucogenys)* and later still in the small and large Siamangs. The corpus length of the sternum is long compared to both manubrium length and corpus breadth in the Concolor, shorter in the true gibbons, shorter still in the dwarf siamang and shortest of all in the large Siamang; that is, the chest is increasing in breadth along this scale. This is interesting as the Concolor invariably gives the impression of being a slender-bodied animal compared to other gibbons, while the Siamang looks broad-chested. As a percentage of trunk height, the chest circumference (age for age) increases along the same scale. The vertebral column is longer in the Siamangs than in other gibbons, the Dwarf Siamang in particular having more bones in the coccyx.

The shape of the nose is quite characteristic in *H. concolor:* it is very long, the septum extending right to the upper lip, and "aquiline.". An approach to this type is seen in the Siamang and in *H. hoolock*, but it is never as long or curved as in the *concolor*.

A large selection of skulls was studied by the present author in the British Museum and the U. S. National Museum with a view to comparing the species of gibbon morphologically. Although there are differences within *Hylobates* s. s., especially between the *H. lar* group and *H. hoolock*, the major divisions are between these typical gibbons and *H. concolor* on the one hand and the two Siamangs on the other. The vault of the skull is low and flat in the typical group, less so in the Siamangs and comparatively high and rounded in the Concolor. The braincase is short and broad in the first group, and longer and narrower in the others — *H. klossii* being intermediate here. The zygomatic arch is bowed very distinctly in the *lar* group, but flatter in the others — *H. klossii* being again intermediate. The foramen magnum faces much more back in the Siamangs (both species) than in the typical group and Concolors, in which it faces much more downwards; correlated with this, the nuchal surface reaches much higher on the occiput in the Siamangs. There are strong supraorbital ridges in *Hylobates* s. s. and especially the supero-internal edges of the orbits are much thickened; they are only slightly thickened in the Siamangs and quite flattened in *H. concolor,* in which the supraorbital ridges are themselves not very marked. The forehead is rounded in *H. concolor* and to a less extent in the true gibbons, but is flattened in both Siamangs. The nasion is very depressed in the true gibbons, hardly in the Siamangs and not at all in the Concolor. The nasals are raised and prominent in the true gibbons, but flat in the others. The result of the differences in facial skeleton is that the facial profile is nearly straight in *H. concolor,* gently sinuous in the Siamang and "Dwarf Siamang" and strongly sinuous in the typical gibbons. The supramastoid crest is very prominent in both Siamangs, less so in the true gibbons, and rather feebly marked in the Concolor. Finally, according to SCHULTZ (1933, 1944), the cranio-pharyngeal canal persists into adulthood in 92 % of "Dwarf Siamangs", 63 % Siamangs, 22—67 % of different populations of *Hylobates s.* s., and 0—6 % of Concolors *(leucogenys* and *gabriellae).* All these data show that the Concolor is as distinct from the ture gibbons as is the Siamang, and is not especially related to the Siamang. Moreover the "Dwarf Siamang" is basically just a reduceg form of the large Siamang; such features as the thinly haired throat show that the loss of the throat sac — Possibly a consequence of small size — has been relatively more recent than in *Hylobates* s. s. SCHULTZs' subgenus *Brachianytes,* based on *H. klossii,* must therefore be placed as a synonym of *Symphalangus.*

All these facts are presented in tabular form in tables 1 and 2. The present author is in agreement with MILLER (1933) in his opinion that "the types are distinguished from each other chiefly by mere varying degrees of development of peculiarities that are, for the most part, common to all gibbons", and therefore follows that author in assigning all gibbons to a single genus, *Hylobates.* The basic similarity (in spite of one or two marked differences, especially that in the intermembral index) of the "Dwarf siamang" to the large Siamang is here recognised by placing both in the same subgenus, *Symphalangus.* The Concolor Gibbon is placed in its own subgenus, *Nomascus;* the *lar-hoolock* group, with two or more species, is placed in the typical subgenus *Hylobates,* since *Homo lar* Linnaeus, 1758, is the type species. The classification of the genus *Hylobates* is therefore pretented as follows:

Subgenus (1) *Hylobates* Illiger, 1811. Scrotum pre- to parapenial, not pendulous; webbing between toes II and III infrequent; hair dense; throat thickly furred; hair on vertex directed backward; facial colour pattern in form of a white ring or browband; ischial callosities develop early; nose comparatively short; chest of medium breadth; skull with low, short braincase, foramen magnum facing downwards, strong supero-internal orbital thickening, depressed nasion, fairly rounded forehead, prominent nasals and strongly sinuous facial profile. Contained species (as at present recognised): *H. lar, agilis, moloch, muelleri, pileatus, hoolock.* Many of these supposed species are undoubtedly races of *H. lar.*

Table 1

Differences between the major groups of gibbons

(From original data and from SCHULTZ, 1930, 1933, 1944)

	Hylobates s. s. (*H. lar, hoolock*)	*Brachitanytes* (*H. klossii*)	*Symphalangus* (*H. syndactylus*)	*Nomascus* (*H. concolor*)
Scrotum	Pre- to parapenial Not pendolous	Pre- to parapenial Not pendulous	Post- to parapenial Semipendulous	Postpenial Pendulous
Webbing toes 2-3	15.9 %	100.0 %	100.0 %	0.0 %
Hairs per sp. cm.				
Scalp	2,045	663	718	
Back	1,664	462	429	not known
Chest	545	277	251	
Throat hair	Thick	Thin	Large sac	Small sac, ♂
Forearm hair	Towards thumb	Variable	To elbow	To thumb
Vertex hair: dir.	Backward	Backward	Backward	Upward
Sex diff.	None	None	None	Present
Facial white	Ring, browband	None	None	Side-whiskers
Ischial callosities	Early	Very late	Very late	Late
Nose shape	Comp. short	Comp. short	Comp. short	Long, curved
Chest: trunk ht.	Medium	Broader	Broadest	Narrowest
Intermembral index	120.5—136.0	120.5—130.6	141.5—155.0	137.2—150.0
Sternum:				
Manubrium: corpus	44.7—62.5	47.1—73.1	71.0—84.9	36.7—51.2
Corpus br.: l.	27.5—51.6	38.0—50.0	48.5—69.6	18.4—34.2
Vertebrae				
Thoracic	13.1	13.0	13.9	12.9
Lumbar	5.1	5.2	4.9	4.6
Sacral	4.5	4.8	4.9	4.5
Coccygeal	2.7	4.6	3.1	2.7
Total	32.4	34.6	33.8	31.6
Skull				
Vault	Low, flat	Low, flat	Fairly low	High, rounded
Braincase	Short, broad	Intermediate	Long, narrow	Long, narrow
Zygomatic arch	Bowed	Intermediate	Flatter	Flatter
Foramen magnum	More down	More back	More back	More down
Nuchal surface	Not very high	High	High	Not very high
Orbit (sup.-int.)	Very thickened	Less	Less	Flattened
Forehead	Rounder	Flatter	Flatter	Very rounded
Nasion	Very depressed	Hardly	Hardly	Not at all
Nasals	Prominent	Flat	Flat	Flat
Facial profile	Strongly sinuous	Gently sinuous	Gently sinuous	Straight
Supramastoid crest	Medium	Prominent	Prominent	Feebly marked
Cranio-phar. canal	22—67 %	92 %	63 %	0—6 %

Table 2

Chest circumference as percentage of trunk height

(From SCHULTZ, 1933)

	Hylobates s. s.	*Brachitanytes*	*Symphalangus*	*Nomascus*
Infant	160.3 (6)	161.7 (2)	174.6 (2)	149.5 (1)
Juvenile	147.9 (11)	161.2 (1)	156.8 (3)	136.4 (2)
Adult	150.9 (5)	—	176.4 (3)	143.6 (2)

Subgenus (2) *Symphalangus* Gloger, 1842. Scrotum pre- to postpenial (parapenial), not or semipendulous; webbing between toes II and III invariable; hair sparse; throat thinly furred or with naked gular sac; hair on vertex directed backward; no white on face; ischial callosities develop late; nose comparatively short; chest broad; skull with low, long braincase, foramen magnum facing backwards, little supero-internal orbital thickening, nasion hardly depressed, forehead flat, flat nasals and gently sinuous facial profile. Arms generally much longer than legs. Contained species: *H. syndactylus* (the Siamang) and *H. klossii.*

Subgenus (3) *Nomascus* Miller, 1933. Scrotum postpenial, pendulous; no webbing between toes II and III; throat with small gular sac in male; hair on vertex directed upward, elongated in middle of crown in males, at sides in females; facial colour pattern, when present, in form of white side-whiskers; ischial callosities develop late; nose long, curved; chest narrow; skull with high, long braincase, foramen magnum facing downwards, the supero-internal border of orbits flattened, nasion not depressed, forehead very rounded, nasals flat and facial profile nearly straight. Arms often nearly $1^1/_2$ times as long as legs. Contained species: *Hylobates concolor* only.

It must be reiterated that the subgeneric division is a three-way split; if, as is commonly done at present, *Symphalangus* is recognised as a full genus, then *Nomascus* must be also. But such a marked division is not reccommended by the present author.

Acknowledgements

My thanks are due to Dr. G. B. Corbet, Mr. R. W. Hayman, Mr. J. E. Hill and the staff of the Mammal Section, British Museum (Natural History); to Dr. Charles O. Handley and the staff of the Division of Mammals at the U. S. National Museum (Smithsonian Institution); to Dr. R. G. van Gelder, Dr. Sidney Anderson and Dr. Guy G. Musser of the Mammalogy Department, American Museum of Natural History, New York; and to Dr. J. C. Moore and Mr. P. L. Hershkovitz of the Field Museum of Natural History, Chicago; for help in studying the specimens under their charge, on which the original work in this paper was based. Thanks are also due to Dr. Vincent M. Sarich, for some useful discussions on some of the points raised, although he is no way responsible for the views expressed in this paper.

Summary

A study of much original material, and a survey of the relevant literature, suggests that the gibbons belong to the family Pongidae; that their separation from the lineage of the other Pongids is post-Miocene; and that they belong to a single genus, *Hylobates.* The classification of the species within genus *Hylobates* is discussed, and it is shown that three subgenera may be recognisable: *Hylobates* for the gibbons of the *lar-hoolock* group, *Symphalangus* for the Siamang species *klossii* and *syndactylus,* and *Nomascus* for the single species *concolor.* The confusion in the literature around the name *concolor* is resolved.

Zusammenfassung

Eine Studie an umfangreichem Original-Material und Auswertung der einschlägigen Literatur verweist die Gibbons in die Familie Pongidae; ihre Trennung von der Linie der anderen Pongidae ist post-miozän; sie gehören zu einer einzigen Gattung *Hylobates.* Die Klassifizierung der Arten innerhalb der Gattung *Hylobates* wird diskutiert, und es wird gezeigt, daß drei Subgenera unterschieden werden können: *Hylobates* für die Gibbons der *lar-hoolock*-Gruppe, *Symphalangus* für die zwei Siamang-Arten *klossii* und *syndactylus,* und *Nomascus* für die einzige Species *concolor.* Die Verwirrung in der Literatur in bezug auf den Namen *concolor* wird geklärt.

References

Chasen, F. N., and Kloss, C. B. (1927): Spolia Mentawiensia — Mammals. P. Z. S. London, 797—840.

Coolidge, H. J. (1933): Notes on a family of breeding gibbons. Hum. Biol. **5**, 288—294.

De Beaux, O. (1917): Sul pene degli Antropomorfi. G. Morf. Uomo Prim. **1**, 1—20.
Elliot, D. G. (1913): Review of the Primates. AMNH Monogr., New York.
Ferembach, D. (1958): Les Limnopithèques du Kenya. Ann. Paléont. **44**, 151—249.
Frisch, J. E. (1965): Trends in the Evolution of the Hominoid Dentition. Bibliogr. Primat., **3**.
Gerhardt, U. (1909): Über das Vorkommen eines Penis- und Clitorisknochens bei Hylobatiden. Anat. Anz. **35**, 353—358.
Hill, W. C. O., and Kanagasuntheram, R. (1959): The Male Reproductive Organs in Certain Gibbons (Hylobatidae). Am. J. Phys. Anthrop. **20**, 227—241.
McCann, C. (1933): Notes on the colouration and habits of the white-browed gibbon or Hoolock *(Hylobates hoolock* Harl.). J. Bombay N. H. Soc., **36** (2), 395—405.
Matthews, L. H. (1946): Notes on the Genital Anatomy and Physiology of the Gibbon *(Hylobates)*. P. Z. S. **116**, 339—364.
Miller, G. S. (1933): The classification of the Gibbons. J. Mammal. **14**, 158—159.
Pocock, R. I. (1927): The gibbons of the genus *Hylobates*. P. Z. S. London, 719—741.
Schultz, A. H. (1927): Studies on the growth of gorilla and other higher Primates with special reference to a fetus of a gorilla, preserved in the Carnegie Museum. Mem. Carnegie Mus. **11**, 1—88.
— (1930): The skeleton of the trunk and limbs of higher Primates. Hum. Biol. **2**, 303—438.
— (1933): Observations on the growth, classification and evolutionary specialization of gibbons and siamangs. Hum. Biol. **5**, 212—255, 385—428.
— (1944): Age changes and variability in gibbons. Am. J. Phys. Anthrop. **2**, N. S., **1**, 1—129.
Selenka, E. (1903): Studien über Entwicklungsgeschichte, **2**, no. 3, Entwicklung des Gibbon *(Hylobates* und *Siamanga)*, 163—208).
Simons, E. L., and Pilbeam, D. A. (1965): Preliminary Revision of the Dryophithecinae. Folia Primat. **3**, 81—152.
Simons, E. L. (1965): New fossil apes from Egypt and the Initial differentiation of Hominoidea. Nature, **205**, no. 4967, 135—139.
Welch, F. D. (1911): Observations on different Gibbons of the Genus *Hylobates* now or recently living in the Society's Gardens, and on *Symphalangus syndactylus*, with notes on skins in the Natural History Museum, S. Kensington. P. Z. S. L., 353—8.
Wislocki, G. B. (1936): The External Genitalia of the Simian Primates. Hum. Biol. **8**, 309—347.
Zapfe, H. (1960): Die Primatenfunde aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Devínská Nová Ves), Tschechoslowakei. Mit Anhang: Die Primatenfunde aus dem Miozän von Klein-Hadersdorf in Niederösterreich. Abh. schweiz. paläont. Ges. **78**, 1—293.

Authors address: Dr. Colin P. Groves, 16 Grafton Road, Enfield, Middlesex, Great Britain

Durch Periostverlagerung experimentell erzeugte, heterotope Stirnzapfenbildung beim Reh

Von H. Hartwig[1]

Eingang des Ms. 15. 11. 1967

Beim Rehbockkitz unterbleibt die Ausbildung eines Stirnzapfens (Rosenstock), wenn vor Beginn der Zapfenbildung das Periost von dem entsprechenden Anlagebereich des Frontale entfernt wurde (Hartwig, 1967). Die Frage, ob es sich dabei um eine lokale, unspezifische Entwicklungshemmung handelt, oder ob im Anlagebereich des Rosenstockes das Periost Träger bestimmter Bildungspotenzen oder -tendenzen ist, wurde neuerdings in einem Verlagerungsexperiment geprüft.

[1] In Zusammenarbeit mit J. Schrudde, H. Pade und E. Ueckermann.

Die Verlagerung erfolgte nach der Methode des „gestielten Lappens" (Abb. 1). Ein zungenförmiges Periostareal, das in seinem vorderen Drittel über denjenigen Bereich des Stirnbeins greift, aus dem sich später der Knochenzapfen entwickelt, wurde umschnitten und vom darunterliegenden Knochen (in Abb. 1 grob punktiert) abgelöst. An der zur sagittalen Schädelmediane gerichteten Periostzungen-Basis blieb der Zusammenhang der Zunge mit dem benachbarten Stirnbeinperiost erhalten. Dann wurde der Lappen in Richtung des auf Abb. 1 angedeuteten Pfeiles unter das Nachbarperiost geschoben. Dieses hielt die Zunge in der gewünschten Lage und drückte sie fest auf das Stirnbein, an einer Stelle, wo in der Normogenese keine Exostosen gebildet werden.



Abb. 1. Periostverlagerung, Operationsschema (Erläuterungen s. Text)

Ungefähr drei Wochen nach diesem Eingriff begann bei dem Versuchstier die Stirnzapfenbildung: Auf der ungestörten Seite (rechts) im Bereich des Haarbüschels, das äußerlich den normalen Ort der Rosenstockbildung erkennen läßt (Abb. 2). Auf der linken Stirnseite des Versuchstieres bildete sich der Zapfen nicht unter dem entsprechenden Haarwirbel, sondern dort, wohin mit dem vorderen Lappendrittel das Rosenstockperiost verlagert worden war.

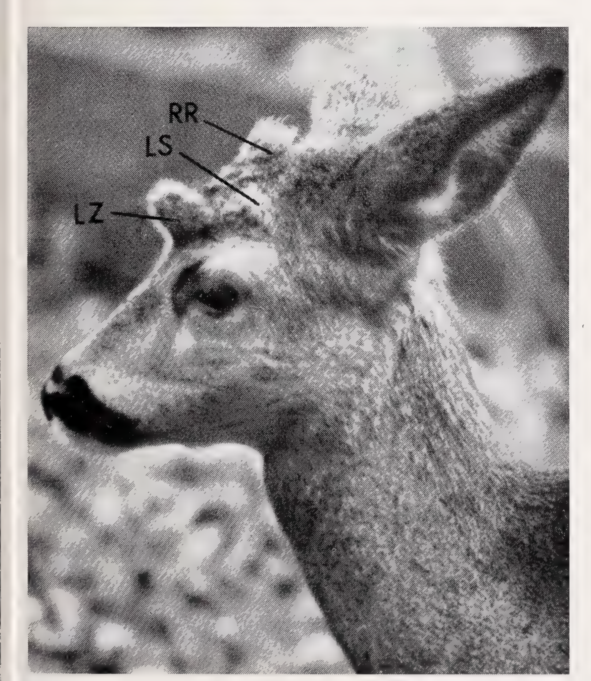


Abb. 2. Bildung eines heterotopen Stirnzapfens auf der linken Stirnseite des Versuchstieres — RR = rechter, orthotoper Rosenstock, LS = linker Stirnfleck (hier wäre ohne den Eingriff der linke Rosenstock entstanden), LZ = linker, infolge der Periostverlagerung heterotop gebildeter Zapfen

Unspezifische, mechanische Periostreizungen können Anlaß zu lokaler Exostosenbildung sein. So wäre daran zu denken, daß in unserem Versuch entweder die Ablösung des Periostes vom Knochen, oder die Verdoppelung der Periostlage im Bereich der untergeschobenen Zunge eine lokale Knochenwucherung veranlaßt haben könnte. Dem ist jedoch entgegenzuhalten, daß eine solche Wucherung den Formen und Grenzen des operativen Eingriffes (Abb. 1) in etwa folgen und ihnen entsprechen müßte.

Da aber keine großflächige Wucherung (entsprechend dem Bereich der Periostabhebung) und auch kein gekrümmter Wulst (entsprechend dem Bereich der untergeschobenen Zunge), sondern eine klar abgegrenzte, zapfenförmige Exostose entstanden ist, darf angenommen werden, daß mit dem Rosenstock-Periost spezifische, die Bildung eines Knochenauswuchses bewirkende Faktoren verlagert worden sind.

Literatur

Hartwig, H. (1967): Experimentelle Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie der Stangenbildung beim Reh (*Capreolus c. capreolus* L., 1758). Roux' Arch. Entw. Mechan. **158**, 358—384.

Anschrift der Verfasser: Dr. H. Hartwig, Zool. Inst. Univ. Köln, Kerpener Str. 15

SCHRIFTENSCHAU

Primate Behavior. Field Studies of Monkeys and Apes. Edited by Irven de Vore. Holt, Rinehart and Winston, New York, Chicago, San Francisco, Toronto, London 1965. 654 S., Abb. 60. sh.

Den Primaten galt, seit Naturwissenschaften betrieben werden, immer wieder das besondere Interesse des Menschen. War es zuerst die Anatomie, die ihn lange vor Darwin's phylogenetischen Erkenntnissen auf die morphologischen Ähnlichkeiten zwischen ihnen und ihm hinwies, so nahmen später daneben physiologische und psychologische Fragestellungen viel Raum ein. In den letzten Jahren nahm das Interesse an Freilandbeobachtungen in großem Stil zu. Die Ergebnisse solcher Beobachtungen machen den Großteil des Inhalts des vorliegenden wertvollen Buches aus. In seinem Vorwort wird als historisches Datum für solche großzügigen Freilandbeobachtungen das Jahr 1931 angegeben, in dem C. R. Carpenter, dem als Altmeister der Primatenfeldforschung dieses Buch dediziert ist, seine Beobachtungen an Brüllaffen in Panama begann.

Zur Einleitung dient ein Beitrag von Sherwood L. Washburn und David A. Hamburg über „The Study of Primate Behavior“ (pp. 1—13), in dem Laborbeobachtungen, Beobachtungen in künstlichen Kolonien und solche unter natürlichen Bedingungen als gleichwichtig und einander ergänzend dargestellt werden. Im Zusammenhang mit einer kurzen Charakteristik der einzelnen Primatengruppen wird nachdrücklich auf die Bedeutung der Systematik für die vorliegenden Untersuchungen und als „best guide to the planning of future investigations“ (p. 13) hingewiesen.

Im Vorwort von Part I („Monkeys and Prosimians“, mit 8 Einzelbeiträgen) wird auf die Mannigfaltigkeit der Primaten in Form und Verhalten („The success of the monkey-prosimian way of life can be illustrated by their diversity in morphology and behavior“ — p. 16), aber auch auf unser geringes Wissen über das Leben so vieler Affenarten hingewiesen. Daß dabei die Makaken und Paviane so gut wegkommen, ist sowohl auf deren verhältnismäßig leicht zugänglichen Lebensraum, als auch auf ihre Robustheit verschiedenen Umweltfaktoren gegenüber, weshalb sie sich auch besonders gut als Labortiere eignen, zurückzuführen.

Irven de Vore und K. R. Hall lieferten zwei Beiträge über die süd- und ostafrikanischen Babuine: „Baboon Ecology“ (pp. 20—52) und „Baboon Social Behavior“ (pp. 53—110). Ihrer Meinung nach könnten vier Arten (die Waldformen *Papio sphinx* und *P. leucophaeus,* die „Wüsten“-Form *P. hamadryas* und möglicherweise nur eine Steppenform, die dann wohl *P. cynocephalus* [L. 1766] heißen müßte) ausreichen, um der Fülle der *Papio*-Formen gerecht zu werden, neben denen dann noch der abweichende *Theropithecus gelada* zu nennen ist. Umfangreiche Listen über Beobachtungsareale und -zeiten, Biotopkarten und -photos ergänzen den Text, dessen Anliegen es ist, „to obtain data on the groups with minimum interference to their normal pattern of activity, either from observer presence or as a result of experimental

changes of environment." (p. 27). Die Beobachtungen ergaben zwischen Süd- und Ostafrika Übereinstimmung in wesentlichen Belangen, wie Gruppengröße (Hinweis auf Unterschiede zur Struktur der Hamadryas-Sozietäten; vgl. KUMMER und KURT 1963), Tageswanderleistung (offenbar nur vom Futterangebot abhängig), Schlafstellen, Territorien (überlappende „Home-Ranges" : sich kaum überschneidende „Core-Areas"), Beziehung zwischen den einzelnen Gruppen und Zusammensetzung derselben (z. B. Geschlechtsverhältnis adulter Tiere durchschnittlich 1:2,7), Nahrung (fast alle genießbaren pflanzlichen Stoffe genommen, aber auch in unterschiedlicher Quantität tierische Nahrung — vom Insekt bis zur jungen Antilope — dabei Aufnahme von Fleischnahrung vermutlich erlernt), Beziehung zu anderen Arten (meist „mutual tolerance"), Fortpflanzungszeiten (nicht sehr ausgeprägt, aber gewisse Beziehungen zu Jahreszeiten und Nahrungssituation) u. a. m.

Eine abschließende Feststellung in dem ökologischen und ein Satz in der Zusammenfassung des Kapitels über Sozialverhalten der Babuine sagen im Prinzip dasselbe: „Animals that can maintain themselves successfully in mountainous riverine and savannah habitats are by definition adaptable, and the evidence for the diversity of feeding within the general vegetarian scheme indicates a readiness to make use of local resources, just as they make use of man-created opportunities" (p. 109). Die Paviangruppe formiert sich jeweils um ein einzelnes oder eine Hierarchie von erwachsenen Männchen, wobei eine gewisse Flexibilität in der Form dieser Hierarchie festzustellen ist. Wie groß die Bedeutung der Unterschiede zu den Ein-Mann-Gruppen der Mantelpaviane ist, scheint den Autoren noch ungeklärt. Die Dominanz eines Männchens erscheint als „a combination of his individual fighting ability and his ability to enlist the support of other males" (pp. 61, 62). Die Rangordnung zwischen den Weibchen erscheint weniger stabil, wohl auch, weil hierbei der jeweilige Zykluszustand eine Rolle spielt. Auch die räumliche Position eines Individuums innerhalb eines Rudels sagt viel über seinen Rang aus. Ein Kapitel über Sexualverhalten wird durch Angaben über Zyklusdauer (etwa 35 Tage), Tragzeit (etwa 6 Monate) usw. eingeleitet. Es folgen Angaben über die Beziehungen zwischen Rangordnung und Kopulation sowie über diesbezügliche Verhaltensunterschiede zwischen ost- und südafrikanischen Pavianen. Bei der Schilderung der Verhaltensentwicklung wird das Leben des Individuums in acht Altersklassen eingeteilt. Ähnliche Gliederungen finden wir mit gewissen Unterschieden bei allen geschilderten Affenarten. Neben Photos aus dem Leben der Tiere wird der Text durch eine Anzahl von Schemata und Listen ergänzt. Besonders gilt dies für ein ausführliches Kapitel über verschiedene Bereiche des Ausdrucksverhaltens (Angriff und Drohung, Flucht und Furcht, Unsicherheit, soziale Hautpflege, Grußverhalten, Präsentieren und Aufreiten als soziales Verhalten) mit umfangreichen Listen einzelner Verhaltenselemente einschließlich Lautäußerungen. Abschließend werden Ähnlichkeiten und Unterschiede zwischen ost- und südafrikanischen Pavianen zusammenfassend erörtert.

CHARLES H. SOUTHWICK, MIRZA AZHAR BEG und M. RAFIQ SIDDIQI berichten über „Rhesus Monkeys in North India" (= *Macaca mulatta)* (pp. 111—159). „Temple monkeys live in close association with people and rely so much on them for food that they are essentially living in an unconfined zoo." Dies erleichtert zweifellos vielfach die Beobachtung, hat aber auch manche Verhaltensveränderung zur Folge. „For example, temple rhesus definitely exhibit more aggressive tension than do forest-dwelling rhesus" (p. 112). Der Verhaltensschilderung geht, versehen mit Karten und Plänen, eine Beschreibung der ökologischen Situation in den Untersuchungsgebieten Uttar Pradesh (dort besonders des Tempelbereiches Aligarh) und Bengalen voraus. Qualitative Untersuchungen ergaben eine enge Bindung eines Großteiles des geschätzten Gesamt-Rhesus-Bestandes (etwa 1 Million für Uttar Pradesh?) an den Menschen (allein 46 % „in villages"). Weitere Zahlen berichten über Gruppengröße, Geschlechts- und Alterszusammensetzung, interessanterweise auch über Populationsverminderungen infolge Verhaltensänderung der Bevölkerung, Fang von (1959 monatlich 14 000 ab Neu-Delhi) Jungaffen für den Export und intensiverer Land- und Forstwirtschaft. Besonders eingehend wird das Verhalten der Affen des oben erwähnten Tempelareals behandelt, das von etwa 100 Affen in drei bzw. vier Gruppen bewohnt wird. Es konnte eine eindeutige Gruppenrangordnung festgestellt werden. Innerhalb einer Gruppe werden die Beziehungen der Männchen zueinander als variabel „from peaceful, even cooperative, associations, to highly agonistic relationships" (p. 148) bezeichnet, diejenigen zwischen Männchen und Weibchen als im allgemeinen friedlich. Sexualbeziehungen bestehen — bei einem Maximum von November bis Januar — das ganze Jahr über. Die Weibchen-Kind-Beziehungen sind, wie zu erwarten, bis zur nächsten Geburt besonders eng. Reichliches Material an Listen und Diagrammen unterstützt den Text. In der Zusammenfassung wird gefordert, daß die „rural and forested areas" noch eingehender untersucht werden sollen, um dadurch die Bedeutung der Beziehungen zum Menschen klarer zu erfassen.

Eine interessante Ergänzung stellt CARL B. KOFORD's Beitrag „Population Dynamics of Rhesus Monkeys on Cayo Santiago" (pp. 160—174) dar. Im Jahre 1938 wurden auf dieser bewaldeten Insel östlich von Porto Rico Rhesusaffen ausgelassen, in mehr oder minder großem Ausmaß gefüttert, bewegen sich aber sonst frei. Mehrere hundert Tiere wurden inzwischen für

Laborzwecke gefangen, 1956 bis 1958 die meisten Tiere von ALTMANN zum Vermessen und Tätowieren eingefangen. Damit ergab sich die Möglichkeit zu genauen populationsstatistischen Untersuchungen (z. B. seit 1959 jährlicher Zuwachs von etwa 16 %). Die Fortpflanzungszeiten weichen etwas von den Verhältnissen in Indien ab. Die hierfür mutmaßlich verantwortlichen ökologischen Faktoren werden diskutiert. Der Beitrag enthält wieder zahlreiche Listen und Diagramme, sowie gute Habitusphotos.

PAUL E. SIMONDS berichtet über „The Bonnet Macaque in South India" (pp. 175—196) (*Macaca radiata*). Einleitend wird kurz über Vorkommen und Biotop referiert. Es folgt ein Kapitel über Populationsdynamik (Geschlechtsreife ab 3./4. Jahr, meiste Geburten im Februar und März, ziemlich hohe Fortpflanzungsrate im Beobachtungsgebiet des Somanathapur-Sandal-Reservates, Altersgliederung, Gruppengröße), darauf eines über Sozialverhalten. Dieses entspricht mit seiner hochentwickelten Organisation dem, was wir von Makaken und Pavianen allgemein gewohnt sind. Die Dominanzverhältnisse sind bei den Männchen klarer als bei den Weibchen, doch dürften die Männchen toleranter sein als bei verwandten Arten. Die dementsprechend höhere Zahl erwachsener Männchen in einer Gruppe dürfte „a much greater margin of safety under stress of predation" (p. 196) zur Folge haben, wenn die Männchen bei solchen Situationen eine Flucht des Rudels decken. Languren gegenüber sind die Makaken offenbar biologisch dominant, doch konnten auch Vertreter beider Arten im selben Baum essend beobachtet werden. Ein Plan und ein Photo des Beobachtungsareals, Tabellen zu Populationsdynamik und Sozialverhalten und Photos unterstützen den Text.

Ein Bericht über „The Common Langur of North India" (= *Presbytis entellus*) (pp. 197 bis 249) stammt von PHYLLIS JAY. Einleitend wird auf einige Besonderheiten der Languren (mehrteiliger Magen, Blätternahrung, systematische Detailangaben) hingewiesen, sowie über Ort (je ein Beobachtungsbezirk bei Lucknow im Gangestiefland und im Bastar-Distrikt des Deckan) und Art der Beobachtungen berichtet. Die Affen im dichter besiedelten und kultivierten Gangesgebiet waren dem Menschen gegenüber weniger scheu und lebten zu 90 % von landwirtschaftlichen Produkten, die Languren des spärlich bevölkerten und kultivierten Bastar-Gebietes zu 99 % von dem, was ihnen die Wälder boten. Es folgen für beide Gebiete Angaben über Gruppenstruktur, Arealgröße, Tagesablauf und Schlafbäume, Beziehungen zu den Makakenrevieren der gleichen Gebiete, sowie Fortpflanzungsverhältnisse (u. a. etwa 6 Monate Tragzeit, lange sexuell inaktive Säugezeit, Differenzen in den Fortpflanzungszeiten usw.) Eine gewisse Beziehung besteht zwischen dem Vorhandensein zarter frischer Blätter und Schößlingen und der Umstellung der Jungtiere von Milch- auf Pflanzennahrung. Das auch bei Languren sehr ausgeprägte Sozialverhalten ist weniger spannungsgeladen, die Erfassung der Hierarchieverhältnisse entsprechend schwieriger. Weibchen und Junge spielen eine große Rolle im „äußeren Erscheinungsbild" eines Verbandes. Im Zusammenhang damit wird auch die Gliederung in Altersstufen ausführlicher behandelt. „The mother-newborn-infant relationship is the strongest and most intense bond in the life of a langur monkey" (p. 221). Natürlich führt auch hier bei Auswahl des Futterplatzes, des Schlafbaumes usw. ein ranghohes Männchen. Zusammenfassend wird das Leben der Languren als „an essentially arboreal way of life, in which forms of social behavior emphasized that are different from those forms most characteristic of ground-living monkeys" (p. 247). Verglichen mit mancher anderen Langurenart lebt der Hulman verhältnismäßig viel auf dem Boden, „but never more than a few seconds from the safety of trees" (p. 247). Vergleichsweise wird auf Beobachtungen an anderen Colobinen, besonders die ULLRICH's an *Colobus*, hingewiesen. Wo Makaken mit Languren zusammentreffen, dominieren die ersteren entsprechend ihrem provokanteren Auftreten. Der Beitrag ist wieder gut mit guten Photos und statistischem Material ausgestattet. Besonders erwähnt seien übersichtliche Schemata über die Sozialbeziehungen innerhalb der Gruppe.

Auf der Insel Barro Colorado im Gatunsee im Isthmus von Panama wurde die dortige Population von *Alouatta palliata* von CLARENCE RAY CARPENTER („The Howlers of Barro Colorado Island", pp. 250—291) und einer Reihe späterer Forscher beobachtet. Die Studien sind „unique in that they have been made at irregular intervals over a period of about thirty years" (p. 251). Nach einer Schilderung der Insel und der Untersuchungsmethoden folgt eine Description der untersuchten Art mit einer Tabelle von Merkmalsunterschieden für die einzelnen Alters- und Geschlechtsgruppen (adult ab 4. [Weibchen] bzw. 6. [Männchen] Lebensjahr). Von Klima und Flora ausgehend wird über die Nahrung der Tiere berichtet (herbivor und frugivor) und erwähnt, daß die Affen unter größeren Tieren kaum wirkungsvolle Feinde haben. Die hauptsächlichsten Populationsregulatoren dürften Krankheiten sein. Eingehende Angaben über die Bevölkerungsstruktur der Inselpopulation schließen sich an. Wurden z. B. 1932 23 Gruppen gezählt, so waren es 1959 44. Bei relativ konstanter Alters- und Geschlechtsgliederung stieg die Gesamtzahl der Tiere von 398 auf 814. Ausgeprägte Fortpflanzungszeiten gibt es offenbar nicht. Es werden nicht die Grenzen der Territorien verteidigt, sondern die gerade besetzten Bereiche, wobei das Heulen als „a kind of spacing behaviour" (p. 274) eine große Rolle spielt. Einer kurzen Schilderung des Individualverhaltens dieser ausschließlich baumbewohnenden Affen folgt ein ausführliches Kapitel über das Sozialverhalten. Auch hier

dominieren — wie bei den Languren — die Männchen weniger „brutal“. Die Gruppen halten im großen und ganzen zusammen, sind aber nicht „completely closed and impermeable“ (p. 287). Entsprechend der Bedeutung akustischer Signale finden wir auf p. 278 eine umfangreiche Liste von Lautäußerungen. Weitere Listen und Photos und ein Plan der Insel runden den Beitrag ab.

Jean Jacques Petter berichtet über „The Lemurs of Madagascar“ (pp. 292—319). In einer systematischen Einleitung werden die in Madagaskar heimischen Arten und Unterarten genannt, einige interessante Formen auch im Bild gezeigt. Es folgen Angaben über den Tagesrhythmus (meiste Formen nocturn, *Lemur* und *Hapalemur* „having periods of half-light activity“ [p. 294], *Lemur catta, Indri* und *Propithecus* diurn) und temperaturabhängige Ruhestadien bei verschiedenen Cheirogaleinae, über Fortbewegung (quadruped oder springend biped, fast durchwegs Baumbewohner, *Propithecus* gelegentlich auf dem Boden), Verwendung der Hand (besondere Verwendung des dritten Fingers bei *Daubentonia)* und über die Ernährung (alle mehr oder minder omnivor, aber *Phaner, Microcebus* und *Daubentonia* am meisten insectivor, andere Formen mehr herbivor bzw. speziell fructivor). Ein Kapitel über „Communication“ beschäftigt sich vor allem mit Lautgebung (reiches „Vokabular“ besonders bei Lemurinae) und Markierungsverhalten (neben Verwendung von Urin Markierungsdrüsen, bsds. von Lemurinae und Indriidae bekannt), doch ist auch der Gesichtssinn gut entwickelt. Über Territorialverhalten ist wenig bekannt, doch wird zum Teil von ausgeprägtem Markieren darauf geschlossen. Wir finden solitäre Formen (Cheirogaleinae, *Lepilemur, Daubentonia),* engeren Familienverband (*Hapalemur, Lemur variegatus,* Indriidae) oder größere Verbände (andere Lemuren). Über Fortpflanzungsverhalten ist noch relativ wenig bekannt. Begrenzte Fortpflanzungszeiten scheinen vorzuherrschen. Die Cheirogaleinae haben zwei bis drei Junge je Wurf, sonst scheint ein Junges vorzuherrschen. Der Entwicklungsgrad des Neonatus variiert. Abschließend diskutiert der Autor seine Beobachtungen in taxonomischer Hinsicht (eigene Familie für Cheirogaleinae, eigene Unterfamilie für *Lepilemur,* generische Abtrennung von *Lemur variegatus* = *Varecia var.,* einige kleine Verschiebungen der Artgrenzen).

In einem kurzen Vorwort zu Part II („Apes“, mit 4 Einzelbeiträgen) wird (pp. 322, 323) auf einige wesentliche Charakteristika der einzelnen Menschenaffenarten und wohl ökologisch bedingte Unterschiede bei den beiden untersuchten Schimpansenpopulationen hingewiesen.

George B. Schaller berichtet über „The Behaviour of the Mountain Gorilla“ (= *Gorilla gorilla beringei)* (pp. 324—367). Einleitenden Worten über Beobachtungszeit und Untersuchungsmethoden folgen Angaben über Verbreitungsgebiet (mit Karte) und ökologische Unterschiede innerhalb desselben (tiefergelegener Regenwald, kühlerer Bergregenwald, Bambuswälder). Eine Liste gibt Aufschluß über die Merkmale der aufeinanderfolgenden Altersstadien. Das Kapitel über „Population and Group Dynamics“ berichtet über Individuenzahl der Unterart (5000—15 000 ?), Geschlechtsreife, Geburtenfolge (rund alle vier Jahre), Lebensdauer und Todesursachen, Alters- und Geschlechtszusammensetzung. Die Gruppen sind mehr oder minder stabil, doch wandern vor allem alte Männchen manchmal und wechseln dann gelegentlich die Gruppe. Die einzelnen Gruppen haben wohl bestimmte „home ranges“ im Ausmaß von 10 bis 15 Quadratmeilen, doch fehlt offenbar ein „territory in the sense of an exclusive area defended against others of the same species“ (p. 342). Was ihr Sozialleben betrifft, so bezeichnet der Autor die Gorillas als „rather amiable vegetarians, who, though primarily terrestrial, reveal their arboreal ancestry in their structure and in some aspects of their behavior“ (p. 365). Die Gruppe besteht aus dem dominanten Männchen, den Weibchen und Jungen und den übrigen mehr oder minder „peripheren“ erwachsenen Männchen. Imponierstellungen und Gesten, Mimik, und Lautäußerungen sind in der genannten Reihenfolge von sozialer Bedeutung. Der eingehenden Schilderung des Sozialverhaltens folgen Angaben über das Sexualverhalten, die vielfach auf Gefangenschaftsbeobachtungen zurückgehen (Zykluslänge 30 bis 31 Tage, Tragzeit 251—295 Tage, keine feststehende Fortpflanzungszeit) und Angaben über das Individualverhalten (darunter Fortbewegung, Nestbau u. a.). Ausführlich wird über das „Trommeln“ auf die Brust, „the most striking behavior pattern of the gorilla, and one of the most complex and stereotyped displays among mammals“ (p. 361), offenbar eine Übersprungshandlung, berichtet. In der Zusammenfassung wird u. a. nochmals auf die unterschiedliche Gruppenstabilität und den ausgeprägten Individualismus beim Gorilla hingewiesen. Auch hier ergänzen wieder Biotopphotos und Photos vom Verhalten, Territorialpläne, Schemata und Listen (bsds. eine lange Liste über Lautäußerungen, pp. 362, 363) den Text in anschaulicher Weise.

Es folgen zwei Beiträge über Schimpansen, und zwar beide über den ostafrikanischen *Pan troglodytes schweinfurthii.* Trotz gewisser Biotopverschiedenheiten kann das Gesamtverbreitungsgebiet der Art *Pan troglodytes* als „coincident with the vast African rain forest zone“ (p. 374) bezeichnet werden.

Von Vernon und Frances Reynolds stammt der Beitrag über „Chimpanzees of the Budongo Forest“ (in Uganda; pp. 368—424). Einleitend erfolgen methodologische Angaben, solche über die ökologischen Verhältnisse im Budongo-Wald (mit Karten und Klimadiagrammen) und

biologische Angaben, wie solche über die Ernährungsweise (mit Futterpflanzenliste), über Fortbewegung und Nestbau, Reaktion auf Wasser (Flüsse immer „along an arboreal route" überquert) und Beziehungen zu anderen Tierarten (andere Affen wenig beachtet, tierische Feinde kaum vorhanden). Das Kapitel über „Population Dynamics" enthält eine Liste über die Altersstufen, Angaben über Geschlechtsreife, Zykluslänge (etwa 37 Tage), Tragzeit (196—260 Tage) und Geburtsintervalle (3—4 Jahre), Langlebigkeit (zu wenig Möglichkeit zu Freilanddaten), Bevölkerungsdichte (etwa 10 Tiere je Quadratmeile) u. a. m. Dem Abschnitt über „Social Organization" geht ein ausführliches historisches Kapitel voraûs. Die Beobachtungen im Budongowald lassen auf „loose unstable groupings and apparent lack of group organization, the lack of dominance hierarchies as regulators of behavior, and the impressive choruses of hoots, screams, and drumming" (pp. 422, 423) schließen. Einige Karten auf pp. 402 und 403 veranschaulichen die Wechselbeziehungen zwischen den „Bevölkerungsbewegungen" und den Reifezeiten der wichtigsten Futterpflanzen. Ausführliche Listen und Sonogramme unterstreichen die Bedeutung des mimischen und akustischen Ausdrucksverhaltens. „The loud calling in chorus and drumming displays of chimpanzees may thus be correlated with their loosely organized unstable society, which itself can be seen as an adaption to the needs of large fruit eaters in a forest environment" (p. 415 [vgl. aber hierzu die Verhältnisse beim Gorilla]). Aggressives Verhalten wurde verhältnismäßig selten beobachtet, ziemlich häufig dagegen soziale Hautpflege zwischen Tieren verschiedenen Alters und Geschlechts. Die Beobachtungen über das Sexualverhalten lassen weitgehende Promiskuität vermuten. Schließlich erfolgen noch Angaben über die Beziehungen zwischen Mutter und Kind und das Spiel. Abschließend werden Faktoren diskutiert, die zusammen mit den (oder trotz der) oben (von pp. 415, 422, 423) zitierten Feststellungen auf „a highly organized social group structure" schließen lassen.

Jane Goodall's Beitrag über „The Chimpanzees of the Gombe Stream Reserve" (pp. 425 bis 473) bringt in vielen Belangen ähnliche Ergebnisse, daneben aber auch Unterschiede, die vermutlich ökologisch zu erklären sind. Das Gombe-Fluß-Reservat ist nämlich kein Regenwald, sondern hügeliges offeneres, trockeneres Gelände. Die allgemein biologischen Angaben und diejenigen über „Population Dynamics" entsprechen weitgehend den Beobachtungen von Reynolds. Nur die Bevölkerungsdichte je Quadratmeile ist mit 3,3 erheblich geringer, was schon p. 323 auf die andere Ernährungssituation (z. B. weniger Früchte zur Verfügung) zurückgeführt wird. Die Altersgliederung (p. 432) weicht etwas von derjenigen von Reynolds (p. 390) ab. Auch nach Goodall sind die Schimpansen hauptsächlich Vegetarier. Doch wurden sie oft beim Ameisen- und Termitenfang, aber auch beim Genuß des Fleisches anderer Affen und eines jungen Waldschweines, einmal auch beim Fang eines Colobusaffen beobachtet. Zum Insektenfang wurden nicht nur Halme und Stäbchen als Werkzeuge verwendet, sondern „the Gombe Stream chimpanzees, in their ability to modify a twig or stick to make it suitable for a definite purpose, provide the first examples of free-ranging nonhuman primates actually *making* very crude tools" (p. 473). Es folgen Berichte über Hautpflege, Nestbau, Schlaf und über Sexualverhalten. Auch diesen Beobachtungen zufolge herrscht Promiskuität. Sichere Schlüsse auf eine bestimmte Fortpflanzungszeit fehlen bei Reynolds wie Goodall. Auch letztere berichtet über Unstabilität der Gruppen, meist tolerantes Verhalten und wenig ausgeprägte Dominanzverhältnisse. Die Mutter-Kind-Beziehungen und die Verhaltensentwicklung bei den aufeinanderfolgenden Altersstadien werden ziemlich ausführlich behandelt, desgleichen die mimischen und akustischen Ausdrucksweisen, auch hier mit einer umfangreichen Liste von Lautäußerungen (pp. 462—464) versehen. Es werden einige Fälle von Übersprungverhalten und „Umleitung" von Aggressionsverhalten auf andere als die ursprünglich bedrohten Individuen berichtet. Zusammengefaßt als „friendly behavior" werden soziale Hautpflege, Grußgesten, Unterwürfigkeitsgebärden und offensichtlich auch zwischen mehr oder minder gleichrangigen gebrauchte „Beruhigungsgebärden" behandelt.

Der die Menschenaffen behandelnde Teil II wird durch einen Beitrag von George B. Schaller („Behavioral Comparisons of the Apes", pp. 474—481) abgeschlossen. In diesem Beitrag werden, da größere eigene Abschnitte über Gibbon (*Hylobates* und *Symphalangus*) und Orang Utan (*Pongo pygmaeus*) dem vorliegenden Buch fehlen, diese Formen kurz behandelt. Soweit Gibbons bisher beobachtet wurden (Carpenter 1940), herrscht bei ihnen die Familie (Männchen, Weibchen, Jungtiere) vor. Sie „show no striking sex differences in dominance" (p. 476). Sie wie die Orangs leben in Regenwäldern von Meeresniveau bis zu 2000 m Höhe (Orangs weniger hoch als Gibbons). Auch die Orangs haben kleine, möglicherweise instabile Verbände. Pp. 477—479 bietet Schalier eine sehr übersichtliche Vergleichsliste wichtiger Verhaltensweisen bei allen erwähnten Menschenaffengruppen. Von allen scheint der Schimpanse der anpassungsfähigste zu sein. Sehr unterschiedlich ist die soziale Organisation bei den einzelnen Arten bzw. Gattungen, was in Anbetracht der phylogenetischen Bedeutung der Menschenaffen besonders wichtig erscheint.

Neben eingehender Behandlung des Verhaltens einiger typischer Affenarten schien den Herausgebern die vergleichende Behandlung einiger wesentlicher Bereiche im Part III („Comparative Studies") wichtig (Einleitung: pp. 484, 485).

J. B. Lancaster und R. B. Lee befaßten sich mit „The Annual Reproductive Cycle in Monkeys and Apes“ (pp. 486—513). Entgegen bisherigen Anschauungen deuten viele Feldbeobachtungen darauf hin, daß freilebende Primaten doch vielfach fest umrissene Fortpflanzungszeiten haben. Dabei wird unter „annual reproductive cycle“ die jahreszeitliche Verteilung von Begattungen, Befruchtungen und Geburten innerhalb einer Population verstanden, unter „Mating season“ ein bestimmter Zeitabschnitt, auf den fruchtbare Begattungen beschränkt sind, unter „birth season“ ein entsprechender Zeitabschnitt, in dem allein Geburten vorkommen und unter „birth peak“ diejenige Periode des Jahres, in der Geburten gehäuft, aber nicht alle Geburten innerhalb einer Population stattfinden. Auf eine Liste von Arten, über die umfangreiche Freilandbeobachtungen existieren, folgt ein mit Tabellen und Diagrammen reichlich versehener Text, in dem auch die jeweiligen klimatischen Verhältnisse berücksichtigt werden. Japanmakaken und — weniger eindeutig — Rhesusaffen und Hutaffen Indiens (zwei „birth seasons“ oder ein solcher Abschnitt mit zwei „Gipfeln“) zeigen „birth seasons“, einige Pavian- und Langurenpopulationen „birth peaks“. Bei den südafrikanischen Pavianen und den Hulmans aus dem Beobachtungsbereich von Orcha konnten — sofern nicht das Untersuchungsmaterial ungenügend war — keine solchen Perioden festgestellt werden. Ungenügendes Untersuchungsmaterial mag auch dafür verantwortlich sein, daß die Frage bei den Menschenaffen noch nicht geklärt ist. Fest steht, was für das Verständnis des Sozialverhaltens von Bedeutung ist: „Whether copulations are restricted to a few months, as in macaques, or seem to occur all year long, as in the chacma baboon, there is no variation in the strength of the social bond“ (p. 513).

W. A. Mason berichtet (pp. 514—543) über „The Social Development of Monkeys and Apes“. Er stellt dabei die normalen Verhaltensweisen denen von Tieren gegenüber, die ihrer natürlichen Umgebung — vor allem der Betreuung durch die Mutter — beraubt aufwuchsen. Da die Affen weder Nesthocker noch Nestflüchter in des Wortes enger Bedeutung sind, ist die Aufrechterhaltung des körperlichen Kontaktes mit der Mutter erste lebenserhaltende Notwendigkeit und der Klammerreflex von gleich großer Bedeutung wie das Suchen der Zitze und das Saugen. Die Richtigkeit dieser Beobachtung konnte Harlow an ihren Müttern abgenommenen Rhesuskindern nachweisen, denen „künstliche Mütter“ aus Drahtgeflecht ohne oder mit Stoffüberzug als Fellersatz zur Verfügung gestellt wurden. Dabei spielt das Alter, in dem das Kind der Mutter abgenommen wird, eine wesentliche Rolle. Weiteres wird u. a. über Beobachtungen an Schimpansenkindern berichtet, denen zufolge das Klammerbedürfnis bei wachsender Erregung steigt. In einem Überblick wird für erste soziale Kontakte der Begriff „proto-sozial“ vorgeschlagen. „They are reflexlike in character and their elicitation and development are dependent not so much upon the interaction between two individuals as upon the presence of certain relatively simple physical characteristics — which ordinarily are embodied in the mother. Perhaps the major psychological significance of these neonatal responses is that they are a source of powerful motivations and predispositions which underlie much of the normal social behavior of infancy. They form the basis of the infantile attachment to the mother, which is probably the most intense social bond in the life of a primate“ (pp. 530, 531). Die Geburt eines Affenkindes und seine plötzliche Existenz in der Gruppe beeindruckt in unterschiedlichem Ausmaß auch die anderen Rudelmitglieder, oft auch die erwachsenen Männchen. Spiel mit anderen Rudelmitgliedern gewinnt bei Rhesusaffen nach einem Monat Bedeutung, bei Schimpansen nach ungefähr einem halben Jahr. Es wird auf Form und Bedingungen des Spiels näher eingegangen.

Die Wirkung einer Trennung von Mutter und Kind ist, wie schon oben erwähnt, vom Zeitpunkt der Trennung abhängig. Es wird über Folgeerscheinungen, wie Daumenlutschen, sich selbst umarmen („self-clasping“), Bewegungsstereotypien usw. berichtet. Vergleiche mit Zuständen bzw. Verhaltensweisen bei Menschen (etwa blinden und schizophrenen sowie ernstlich zurückgebliebenen Kindern) sind gerechtfertigt. Unterschiede im Grad negativer Auswirkungen bestehen zwischen völlig isoliert aufgezogenen Affen-Kindern und solchen, die ohne Artgenossen „but in an otherwise stimulating social environment“ (p. 536) aufwuchsen, doch zeigen auch letztere „in many respects a lack of social experience“. Diese Ausfälle können als Mangel an Kontaktverhaltensweisen, als größere gegenseitige Aggressivität oder als unvollständiges und nicht zum Ziele führendes Paarungsverhalten in Erscheinung treten. Zusammenfassend kann gesagt werden, daß „the social development of monkey, ape, and child follows the same basic pattern. For each the mother is the primary source of nourishment, protection, and emotional security, but the details of psychological growth and the relationship between mother and infant vary systematically in primate phylogeny“.

Einen Beitrag über „Communication on Monkeys and Apes“ bringt Marler (pp. 544 bis 584). Er weist eingangs auf das Eingespanntsein einer Nachrichtenübermittlung „ausgelöst von einem Tier, das das benachrichtigende Signal gibt, vermittelt durch die Umgebung, die es weiterleitet, seinen Höhepunkt erreichend in der Antwort, die das Signal beim Empfänger auslöst“ in Raum und Zeit hin. Er diskutiert anschließend den Anteil der einzelnen Sinne. Bei Halbaffen ist einiges über Hautdrüsen und deren Funktionen bekannt, wenig über die chemische Struktur der Sekrete. Bei Affen spielt olfaktorische Kommunikation eine geringe Rolle,

die größte vielleicht bei Weibchen im Östrus. Für taktile Kommunukation ist die Hand das Hauptorgan, soziale Hautpflege („grooming") das hauptsächlichste in diesem Zusammenhang zu nennende Verhalten. Andere wichtige taktile Verhaltenselemente entstammen dem sexuellen Bereich, ohne aber später mit diesem noch unmittelbar zusammenzuhängen (z. B. Aufreiten ohne Begattung). Weiter Raum wird der Besprechung der akustischen Nachrichtenübermittlung eingeräumt. „The sudden checking of all sound emission, vocal and otherwise, is probably the most widespread means of disseminating alarm in animal groups" (p. 555). Neben von der Stimme produzierten Tönen können auch Atemgeräusche, aber auch Schütteln von Ästen, Trommeln auf hohle Bäume (Schimpansen) oder gegen die eigene Brust (Gorillas) bedeutsam sein. Moderne Lautspektrographie erlaubt eine Klassifikation weit über das Ausmaß früher durchgeführter Beschreibungen hinaus. Einige Lautäußerungen werden eingehend besprochen. Es wird aber auch auf das Spekulative vieler Überlegungen hingewiesen, „not only because of the problems of synthesizing the signals, but also because of the difficulty of discovering the situations in which their function is properly realized, arising in part from their extensive involvement with visual signals, under natural conditions" (p. 569). Hier schließt sich die Diskussion optischer Signale an. Auch hier tauchen Schwierigkeiten für eine gründliche Analyse auf. „In the description of visual signals it is difficult to separate the signal from its background" (p. 569). Jedem Teil des Körpers kann Signalwert zukommen — von der Gesamtsilhouette ausgehend über altersbedingte Färbung bis zu der oft recht ausdrucksreichen Mimik. Auch der Schwanz kann besonderen Signalwert haben. Manche „Nachrichten" setzen sich sehr komplex aus von verschiedenen Körperteilen ausgehenden Signalen zusammen. Wir können „close-range signals" und „distance signals" unterscheiden, weiter eine Einteilung nach der Wichtigkeit für verschiedene Funktionskreise treffen. Abschließend folgen noch Überlegungen über „interspezifische Nachrichtenübermittlung" und Ausblicke auf die Entwicklung beim Menschen. Neben einigen Aufstellungen und Bildern zur Mimik enthält dieser Beitrag auch Lautspektrogramme.

Jarvis Bastian beschäftigt sich mit „Primate Signaling Systems and Human Languages" (pp. 585—606) und geht von der Tatsache aus, daß „any account of human origins must face at some point the problems of the development of languages" (p. 585). Dabei darf man weniger vom vergleichenden Sprachstudium ausgehen, sondern wir haben „to direct our attention downward to the level of man's linguistic actions themselves and to the underlying behavioral capacities that permit the development of these logical features and their incorporation into his vocal acts" (pp. 585, 586). Am Anfang steht eine Analyse der physischen Natur der Signale. Hierbei wird für optische wie akustische Signale auf basale Ähnlichkeiten bei Mensch und höheren Primaten hingewiesen, aber auch auf die wesentlichen Unterschiede zwischen „linguistic and nonlinguistic signals: „Whereas nonlinguistic auditory signals are produced by relatively stable vocal tract configurations, Man's linguistic signals are generated by extremely rapid concurrent alterations of the different mobile parts of the upper vocal tract between more-or-less closed and more-or-less open configurations in close coordination with equally rapid and relatively independent alterations of the lower vocal tract" (p. 591). Die mit diesen Feststellungen zusammenhängenden Probleme werden unter den Gesichtspunkten „perception and structural organization of linguistic signals" und „semantic scope of primate signaling systems and man's languages" behandelt. Diese Diskussion suchte eine Basis dafür zu schaffen, die Rolle zu verstehen, die das einmalige Verständigungssystem des Menschen spielt „in determining the differences in his general modes of life and those of the other primates, particularly in regard to the development and use of cultural intelligence" (p. 606).

S. L. Washburn und D. A. Hamburg diskutieren in einem abschließenden Kapitel „The Implications of Primate Research" (pp. 607—622) und führen als Hauptergebnis der neuen Felduntersuchungen an, daß 1. die Probleme der Beobachtung und Beschreibung tierlichen Verhaltens komplex und 2. ortsbedingte Anpassungen und das Lernen für das Verhalten der Primaten wichtig sind. Von kurzer Erwähnung bereits durchgeführter Arbeiten aus erfolgt ein Überblick über noch notwendige Untersuchungen. Solche sind u. a. von unserem derzeitigen Wissen über begrenzte Fortpflanzungszeiten bei Primaten ausgehend notwendig, ferner zur Aufklärung weiterer soziologischer Probleme über die Funktion des Sozialverbandes im allgemeinen wie über bestimmte Einzelprobleme (z. B. Schlaf und Nestbau, Territorialverhalten, Gruppenzusammensetzung, Spiel, Tradition und Anpassung, verlängerte Jugendzeit). Manche Fragen, die gerade durch die Feldforschung aufgeworfen werden, werden sich aber nur durch Laboruntersuchungen klären lassen.

Diesem Programm schließt Schaller noch einen Appendix über „Field Procedures" (pp. 622—629) mit den Stichworten „some ecological considerations", „detailed observations", „intensive studies and experimental procedures" und „equipment and other specifics" an.

Ein mehrseitiges Literaturverzeichnis, ein Autoren- und ein Sachregister vervollständigen dieses für jeden Primatologen unentbehrliche Sammelwerk, das in gleicher Weise als Zusammenfassung des bisher Bekannten wie als Programm für die Zukunft von Bedeutung ist.

Walter Fiedler, Wien

Henschen, F.: **Der menschliche Schädel in der Kulturgeschichte.** „Verständliche Wissenschaft", 89. Band, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1966. XII + 177 S., 81 Abb., Gzln. 10,– DM.

Die vorliegende Arbeit ist eine jener dankenswerten Versuche von Medizinern, in der Kulturgeschichte einen Beitrag zu leisten. Man darf Henschens „Schädel" zu den gelungenen Studien rechnen, die einem breiten Publikum diffizile Probleme nahebringen wollen. Ihm als Mediziner sind natürlich die naturwissenschaftlichen Grundlagen besonders leicht von der Hand gegangen, die einem Archäologen, der sich des gleichen Themenkreises annehmen würde, Schwierigkeiten bereiten könnten. Diesem hingegen wären einige Versehen des Autors kaum unterlaufen, die vor allem den Alten Orient betreffen. So läßt sich die Kopfjagd durchaus in Vorderasien beispielsweise bei Syrohethitern und Assyrern nachweisen, wie unter anderem Reliefs nachweisen. Vor allem fehlt ein für die Kulturgeschichte des Schädels überaus wichtiger Fundplatz, Chatal Hüyük in Anatolien. Die vom British Institute of Archaeology in Ankara betriebene Grabung in der Konya-Ebene legt seit Jahren eine Siedlung des 7. und frühen 6. Jahrtausends v. u. Z. frei, in der der Schädelkult eine besondere Rolle spielte. In besonderen Totentempeln lagen vor Stierköpfen — aus Ton mit Originalhörnern — menschliche Schädel. Die Wände zierten Gemälde von Geiern über kopflosen Leichen — und vor den Bildern lagen die Schädel. Ein Wandbild zeigt ein Schädelhaus mit davor liegenden Kranien (siehe Anatolian Studies, XI—XVI, London 1961—1966). Die Grabsitte scheint im zeitweisen Aussetzen der Leichen — ohne die Köpfe — und der anschließenden Bestattung aller Knochen unter der Schlafbank bestanden zu haben.

Auch in Palästina ist der Schädelkult nicht nur auf Jericho beschränkt. Gräber des frühen 3. Jahrtausends v. u. Z. enthalten bis zu 300 Schädel.

Erwähnenswert wären auch Siegesmale wie Schädeltürme Serbiens, die Kopfjagd bei den Parthern (Crassus!) und Skythen — und der Mißbrauch des Schädelmotivs als SS-Symbol, in dem der alte Gehalt zum Schreckenszeichen entartete. Das ursprüngliche Motiv hatte ganz anderen Wert. Er wird an einer Statuette aus Chatal Hüyük (7. Jahrtausend v. u. Z.) deutlich erkennbar. Sie stellt eine nackte Gebärende auf einem Tierthron dar. Sie zieht die Kraft zur Spende neuen Lebens aus zwei Schädeln — wohl der Ahnen —, auf denen ihre Füße ruhen. Der Tod des einen war das Leben des anderen und der Sohn die Weiterführung des Vaters — nicht nur biologisch, sondern auch magisch. Die Haltung der Altorientalen — wie auch der Mexikaner — zum Totenkopf war daher auch nicht der Schrecken vor dem entfleischten Schädel, sondern das Bewußtsein der Ewigkeit des Lebens bei der Begrenztheit des einzelnen.

B. Brentjes, Berlin-Lichtenberg

Starck, Dietrich: **Embryologie.** Ein Lehrbuch auf allgemein biologischer Grundlage. 2. Aufl. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 1965. XVI + 193 S., 559 Abb., Geb. 88,– DM.

„Entwicklungsgeschichte kann . . . nie sinnvoll als Entwicklung einer einzigen Organismenform betrieben werden". Dieser Satz aus dem Vorwort zur 1. Auflage könnte sozusagen als Motto über diesem Standardwerk stehen, denn dem so vielfältig verdienten Autor kam es bei Abfassung dieses Buches darauf an, die Embryologie des Menschen als Teil einer allgemeinen Entwicklungsgeschichte, die entsprechend den Fortschritten der Biologie durchgearbeitet wurde, zur Darstellung zu bringen. Um es vorweg zu nehmen: Das Vorhaben darf als voll gelungen bezeichnet werden, worauf auch die nach 10 Jahren notwendig gewordene Neuauflage dieses speziellen Buches deutlich genug hinweist. Neuere Erkenntnisse, besonders solche der Elektronenmikroskopie, der Histochemie, der Chromosomenforschung wurden berücksichtigt und eingearbeitet, einige Kapitel völlig umgeschrieben, so daß das Buch auf den neuesten Stand gebracht wurde. Während ein allgemeiner Teil „Die Bedingungen der Embryonalentwicklung und die Bildung des Wirbeltierkörpers" behandelt, bringt der spezielle Teil „Die Entwicklung der Organsysteme". Es wurde eine immense Literatur herangezogen und kritisch verarbeitet. Der Verf. stellt dabei niemals Befunde nebeneinander, sondern wertet sie und bezieht Stellung. Dabei wird er nie weitschweifig, sondern bleibt knapp, dennoch aber klar und übersichtlich. Besonders zu loben ist auch die gepflegte Diktion, die sich fern hält jeder schwülstigen Formulierungen. Das Werk ist wie aus einem Guß. Welche einschlägigen Teilfragen man auch an dieses Buch stellt, man wird gesicherte Auskunft erhalten. Die Darstellung wird außerdem noch durch eine Fülle sorgsam ausgewählter Abbildungen, von denen sehr viele Originale sind, unterstützt. An vielen Stellen werden Hinweise gegeben, wo ausführlichere Abhandlungen der angeschnittenen Frage zu finden sind, wozu auch ein sorgfältig zusammengestelltes Literaturverzeichnis (35 S.) dient. Anhangsweise sind Tabellen, die das System der Wirbeltiere (mit Beispielsgattungen), die Dauer der Embryonalperiode der Anamnier und Reptilien und fort-

pflanzungsbiologische Daten von erwähnenswerten Vögeln und Säugern beinhalten, angefügt. Bei den Bären müßte allerdings auch noch wie beim Hermelin die verkürzte Tragzeit Erwähnung finden. Register der vorkommenden Tier- und Pflanzennamen, der Personennamen und ein Sachverzeichnis schließen diesen gewichtigen und höchst wertvollen Band, der gerade auch dem Säugetierkundler der verschiedensten Arbeitsrichtungen hochwillkommen ist, ab. Man darf dem Verlag danken, daß er dem Inhalt des Buches ein adäquates Gewand gab.

HEINRICH DATHE, Berlin

HSU, T. C., and BENIRSCHKE, KURT: **An Atlas of Mammalian Chromosomes.** Vol. 1. Springer-Verlag, Berlin—Heidelberg—New York 1967. 50 Taf., 212 Fig., X und 200 S. 37,60 DM, $ 9,40.

Neue Untersuchungsmethoden haben das Interesse an Studien über Säugetierchromosomen stark anwachsen lassen. Weiterhin war eine Revision vieler bisheriger Ergebnisse notwendig. Die umfangreichen Untersuchungsergebnisse finden sich in den verschiedensten Zeitschriften und sind nicht immer leicht zugänglich. Die Autoren haben sich daher entschlossen, einen Atlas der Säugetierchromosomen herauszugeben. Dabei können natürlich nicht die Karyotypen aller Arten auf einmal vorgelegt werden, die vielfach noch gar nicht untersucht sind. Daher werden im ersten Band zunächst die Ergebnisse und die Literatur für 50 Arten publiziert. Die Autoren hoffen, in jedem Jahr das Material für weitere 50 Arten vorlegen zu können. Da hierbei nicht entsprechend der Säugetiersystematik vorgegangen werden kann, ist für jede Art ein loses Einzelblatt vorgesehen, so daß der Benutzer dann später eine systematische Ordnung vornehmen kann.

M. RÖHRS, Hannover

TCHERNOV, EITAN: **Succession of Rodent Faunas during the Upper Pleistocene of Israel.** Morphologie, Taxonomie und Systematik der Nagetierfauna in Israel während des jüngeren Pleistozäns. Mammalia depicta. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin 1968. 152 S., 130 Abb. u. Diagr., 40 Tab. 46,— DM.

In der Reihe „Mammalia depicta“ liegt nunmehr auch eine monographische Bearbeitung der jungeiszeitlichen Nagerfaunen Israels vor. Das untersuchte Material stammt aus vier Höhlen (Quumm-Quatafa, Kebara, Fallah, Abu Usba), deren fossilführende Ablagerungen von der großen Warmzeit (Mindel-Riß Interglazial) bis ins Postglazial reichen und damit einer Zeitspanne von ungefähr 300 000 Jahren entsprechen. Die altersmäßige Parallelisierung wird durch prähistorische Kulturen (Acheul bis Neolithikum) gestützt.

Insgesamt konnten 29 Nagerarten (Sciuriden, Gliriden, Spalaciden, Muriden und Cricetiden sowie „Gerbillidae“ und „Microtidae“) nachgewiesen werden. Wesentlich ist einerseits der Faunenwechsel, andererseits der jeweilige %-Anteil einzelner Arten, der interessante Schlußfolgerungen über den Biotopwechsel und damit über Klimaschwankungen sowie über tiergeographische Veränderungen zuläßt, wie sie bereits seit Jahren für Mittel- und Westeuropa auf Grund eiszeitlicher Kleinsäugerfaunen bekannt sind.

Dieser Faunenwechsel, der in zahlreichen Diagrammen dargestellt wird, ist wohl ausgeprägter als im tropischen Afrika jedoch schwächer als im periglazialen Bereich Europas, ohne jedoch eine direkte Korrelation mit diesem auf rein faunistischer Basis zuzulassen. Dies ist nicht so sehr darauf zurückzuführen, daß die fossilen Faunen keine Biozoenosen, sondern Thanatozoenosen darstellen, als vielmehr aus der geographischen Lage verständlich, indem größere Aridität zu einer Einwanderung von deserto- und psammophilen Elementen sowohl aus der Sahara als auch aus dem Norden bzw. Süden führten.

Dennoch ist nach der Nagerfauna im Jungpleistozän Israels kein scharfer Faunenschnitt festzustellen, wie er durch BATE (1937) auf Grund der Großsäugerfauna (%-Verhältnis von *Dama* zu *Gazella* usw.) angenommen wurde.

Als ganzes gesehen, eine durch zahlreiche Zahn- und Kieferskizzen ausgestattete Arbeit, die für jeden Zoologen und Tiergeographen, der sich mit der Landtierwelt des östlichen Mittelmeerraumes befaßt, unentbehrlich ist.

ERICH THENIUS, Wien

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

33. BAND · HEFT 5

Oktober 1968





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an einen der Herren Herausgeber oder direkt an die Schriftleiter: Frau Dr. Erna Mohr, Hamburg-Langenhorn 1, Krämerstieg 8 (Tel. 59 35 46), oder Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchrode, Bünteweg 17.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle eines Unkostenersatzes erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 62,— DM zuzügl. amtl. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 17,10 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Erna Mohr †

Rede zur Trauerfeier



Erna Mohr weilt nicht mehr unter uns! Aber noch ist ihr Bild in uns lebendig und gegenwärtig. Gefühle der Dankbarkeit beherrschen uns gegenüber dieser stets gebebereiten, vielseitig helfenden Persönlichkeit.

Die Wissenschaft verdankt Erna Mohr viele neue Tatsachen und eine reiche Fülle von Anregungen. Uns war Erna Mohr mehr! Sie war für uns ein Mensch voller Güte und Warmherzigkeit; wer erinnert sich nicht der kleinen, so persönlich gehaltenen Geschenke zu Festtagen. Erna Mohr war uns aber auch ein durch fröhliche, manchmal harte, doch treffende Kritik fördernder Wegbereiter. Ihre weit ausstrahlende Menschlichkeit wirkt in uns nach, ehrfürchtig stehen wir vor ihrem Sarge. Wir wissen, die Trauergemeinde ist weit größer als dieser Raum faßt. Viele ihrer Freunde denken in dieser Stunde an uns; auch sie geleiten Erna Mohr zur ewigen Ruhe. Hart ist es für sie, in dieser Stunde nicht persönlich anwesend sein zu können.

Erna Mohr wurde am 11. Juli 1894 als Tochter eines Volksschullehrers, der aus altem Holsteiner Bauerngeschlecht stammte, in Hamburg geboren. Sie hat Schleswig-Holstein und besonders Hamburg bis zu ihrem Tode geliebt. Sie war stolz auf ihr Hamburg und versuchte für diese Stadt und ihre Bewohner Verständnis zu wecken. Schenkte sie doch ihrem neuen Chef ein Büchlein: Über den Umgang mit Hamburgern!

Erna Mohrs Lebensbahn reicht ins vorige Jahrhundert zurück. Nie entstand aber in uns die Vorstellung, daß sie einer vergangenen Generation angehöre, nie wurde ihr nur aus diesem Grunde eine ehrerbietige Achtung entgegengebracht. Erna Mohr war immer eine der Unseren, und diese Aussage gilt für jede Gruppe, für die Jungen ebenso wie für die Älteren. Die Kraft von Erna Mohr lag in der jungerhaltenden Unruhe des ständigen Strebens und Suchens nach Neuem und Unbekanntem. Dieses vereinte sich in einzigartiger Weise mit einer inneren Bindung und Achtung vor dem Bestehenden und Vergangenen. Solche Verknüpfung gab ihr ein eigenes Gepräge. Bei allen Leistungen und Erfolgen in der Entdeckung von wissenschaftlichem Neuland blieb sie aus innerer Bescheidenheit und Bindung an ihre Mitmenschen eine Hüterin der Tradition.

Ein Bild vom Werdegang und vom Wirken von Erna Mohr soll ich in dieser Trauerfeier geben. Fast 40 Jahre — unsere erste Begegnung fand 1929 statt — verbinden mich mit Erna Mohr. Trotzdem wird mein Bemühen unvollständig bleiben, weil mein Bild ihrer Persönlichkeit unvollkommen ist und ich unvollkommen bleiben werde mit dem was ich von meiner Vorstellung über Erna Mohr anderen übermitteln kann.

Als ich Erna Mohr kennen lernte, war ich ein junger Doktorand, der eine Arbeit über Urodelen gerade begonnen hatte, sie war eine in der Wissenschaft anerkannte

Frau. Hinter ihr lag eine glückliche Jugend: 1901 bis 1909 die Volksschule in Hamburg an der Bürgerweide, 1909 bis 1914 Ausbildung auf dem Lehrerinnenseminar in der Hamburger Freiligrathstraße, der eine Lehrertätigkeit im Hamburger Staatsdienst folgte; 1914 bis 1919 in der Volksschule für Mädchen am Rhiemsweg, 1919 bis 1930 in den gemischten Klassen der Hilfsschule Bramfelder Straße und 1930 bis 1934 in der Volksschule am Alten Teichweg, wo von ihr Jungen- und Mädchenklassen geführt wurden. Die Freude an und die Verbundenheit mit belehrender Tätigkeit hat sich in diesen Jahren gefestigt und durchzieht das weitere Lebenswerk von ERNA MOHR. In vielen populären Schriften hat sie über die Tierwelt belehrt und für diese geworben; Kalendern mit erstklassigen Tierbildern gab sie gehaltvolle Erläuterungen und die Reihe ihrer Schriften in der Neuen Brehmbücherei, in welchen sie kulturhistorische Daten höchst reizvoll als Hintergrund für moderne zoologische Ergebnisse zu bringen verstand, legt vom gleichen Geist Zeugnis ab. Noch in ihren letzten Jahren war ERNA MOHR erfüllt von dem verpflichtenden Bewußtsein, nicht nur jungen und alten Fachkollegen, sondern auch einer breiten Öffentlichkeit Wissen aus ihrer reichen Erfahrung spenden zu müssen.

ERNA MOHR war seit ihrer Jugend der Natur eng verbunden. Die Schulferien verlebte sie als Kind in Wischreihe bei Siethwende (Kreis Steinburg). Über diese Zeit schreibt sie selber: „Ich machte dort im Jahreslauf alle Bauernarbeit in Hof, Stall und Koppel mit und durchstreifte zu Fuß oder zu Pferd das weite flache grüne Land mit dem kreisrunden Horizont." Hier lernte sie die Natur und ihre Mannigfaltigkeit bewundern. Aber Bewunderung allein genügte ihr nicht. Mit zunehmendem Alter strebte sie nach Ordnung der Erscheinungen, was eine vertiefte Kenntnis des einzelnen erforderlich machte. Daher suchte und fand ERNA MOHR eine Beziehung zur Wissenschaft. Hamburg hatte damals noch keine Universität, aber ein weltberühmtes Zoologisches Museum. Im November 1912 verband sich die Achtzehnjährige mit diesem Zoologischen Museum, zunächst als Zeichnerin bei Spinnenarbeiten, sodann ab September 1913 als Mitarbeiterin in der Fischereibiologischen Abteilung bei Professor EHRENBAUM. Als Erster gelang es ERNA MOHR, Altersbestimmungen von Fischen nach Ctenoidschuppen durchzuführen. 1914 erschien die erste wissenschaftliche Arbeit der Zwanzigjährigen im Zoologischen Anzeiger. Eine Fülle von Arbeiten über Alter und Wachstum von Fischen, aber auch über deren Ernährung und Fortpflanzung folgte. Doch der Sinn für Ordnung und das ständige Erstaunen über die Mannigfaltigkeit des Lebendigen veranlaßten ERNA MOHR, in die Abteilung für niedere Wirbeltiere zu Professor DUNCKER überzuwechseln und sich in die Systematik der Fische einzuarbeiten. Auch auf diesem Gebiet entstanden wertvolle Arbeiten, und bis zuletzt hat ERNA MOHR Problemen der Fische Arbeit und Aufmerksamkeit zugewandt. Sie fand internationale Anerkennung auf diesem Gebiet.

Die Arbeit in der Museumsabteilung für niedere Wirbeltiere war in einer weiteren Hinsicht von Bedeutung. ERNA MOHR wurde vertraut mit der Anlage von Sammlungen und deren Ordnung, sie erkannte deren Bedeutung für den Fortschritt der Wissenschaft und merkte, daß sehr viel Mühe notwendig ist, um Materialien zusammenzutragen, welche meist für andere Grundlage wissenschaftlicher Arbeit werden. Dies war ihr ein Ansporn, viele Bestände ins Museum einzubringen. Die Beherrschung der plattdeutschen Sprache hat ihr dabei in Norddeutschland manche Tür geöffnet, und mancher Schatz konnte dadurch eingeworben werden. Es war oft köstlich, einer solchen Verhandlung beizuwohnen, wenn ERNA MOHR mit trockenem Humor seßhaft und zielstrebig für die Wissenschaft warb. So nimmt es nicht wunder, daß ERNA MOHR nach der Pensionierung von Professor DUNCKER 1934 aus dem Schuldienst zur Durchführung wissenschaftlicher Arbeiten im Museum beurlaubt wurde und dort die Abteilung DUNCKER übernahm. Der erfahrenen Erzieherin lag eine Neugestaltung der öffentlichen Schausammlung am Herzen. Das gelang ihr auf das glücklichste. Mit vielen Fachleuten hat sie Probleme und Aufgaben moderner Museumsgestaltung erörtert,

manche Versuche für bestmögliche Lösungen hat sie überprüft. Für die Lösung ähnlicher Aufgaben in Halle, Braunschweig und Kiel habe ich sehr viel von ERNA MOHR gelernt. 1936 erweiterte sich der Aufgabenkreis im Museum: ERNA MOHR wurden auch die Abteilungen für höhere Wirbeltiere übertragen und damit die Verantwortung für entscheidende Teile der Schausammlung des alten Zoologischen Museums am Hamburger Steintorwall. Für diese Aufgabe setzte ERNA MOHR ein hohes Maß an Kraft ein. Bomben haben diesen Teil ihrer Lebensarbeit zerstört. ERNA MOHR verzagte nicht. Sofort begann sie den Neuaufbau der wissenschaftlichen Sammlungen, und in Anerkennung dieser Leistungen wurde sie am 1. Januar 1946 als Kustos der Wirbeltierabteilung des Zoologischen Museums von der Hochschulverwaltung übernommen. Sammelnd und ordnend hat ERNA MOHR die Museumsbestände gemehrt und eine Sammlung schaffen helfen, die in der Wissenschaft wieder Ansehen hat und ihr vielfältig dient. Die Öffentlichkeit sowohl wie die Wissenschaft haben ERNA MOHR diese Leistung zu danken. Sie hat eine schwere Aufgabe gemeistert, weil sich damals in der Zeit der Raumnot in der Öffentlichkeit aber auch in der Wissenschaft ein Strömung breit zu machen versuchte, welche in der Hortung von Beständen für spätere Arbeiten keine Aufgabe oder gar Verpflichtung sah. ERNA MOHR war in ihrem Idealismus von der Notwendigkeit des Sammelns von Material für spätere Arbeiten anderer Forscher durchdrungen. Sie empfand, daß Zeugnisse tierischer Mannigfaltigkeit in wissenschaftlichen Sammlungen eine der entscheidenden Grundlagen für die Zoologie als einer sicher fundierten Wissenschaft sind. Darum hat sie zielstrebig die Sammlungen gemehrt und mit dazu beigetragen, daß heute Morphologie und moderne Systematik wieder einen geachteten Platz im Bereich der Zoologie einnehmen; die großen Fragestellungen der Biologie, die sich aus der Gestaltsforschung ergeben und immer eine Herausforderung an unser Verständnis darstellen werden, müssen auch den sich neu entfaltenden Forschungszweigen der Biologie — wie Genetik und Molekularbiologie — immer wieder vor Augen gehalten werden. ERNA MOHR hat ihre Überzeugung nicht nur in Hamburg durchzusetzen gewußt. Sie arbeitete in Museen vieler Städte und wies auch dort auf die Notwendigkeit des Sammlungsausbaus hin. ERNA MOHR suchte auch kleine alte Museen auf, welche dem Untergang geweiht schienen. Dort hob sie die Schätze und verstand die Verantwortlichen mit schlichten, eindringlichen Worten über die Bedeutung dieser Bestände für die Geschichte der Wissenschaft und für zukünftige Forschungen zu überzeugen. Dafür wird ihr die Nachwelt noch manchen Dank zollen müssen!

Doch die Bearbeitung der Fische und die Aufgaben im Museum nahmen ERNA MOHR nicht voll gefangen. 1914 begann die Zwanzigjährige Zoologische Gärten planmäßig zu bereisen und in ihnen zu photographieren. Bis zu ihrem Tode hat ERNA MOHR diese Verbindung zu den Zoologischen Gärten gehalten. So entstand eine einmalige Dokumentensammlung über die Entwicklung der Zoologischen Gärten Deutschlands und der angrenzenden Staaten und ihrer Tierbestände, die für viele wissenschaftliche Probleme wichtigste Materialien liefert. ERNA MOHR wurde zu einem Vorkämpfer für Zoos; schon 1920 erschien eine Schrift aus ihrer Feder über die Aufgaben der Zoologischen Gärten. ERNA MOHR wurde aber auch zu einem wichtigen wissenschaftlichen Berater vieler Zoos, manche ihrer Arbeiten über seltene Tierarten stellen Antworten auf Anfragen dar. Doch ERNA MOHR selber hatte Gewinn. Bedeutsam waren die Anregungen, welche sie durch diese Besuche erhielt: die Säugetiere und ihre Biologie rückten immer stärker in der wissenschaftlichen Tätigkeit von ERNA MOHR nach vorn. Sie nahm sich oft jener Merkmale an, welche andere Forscher vernachlässigten, weil sie spürte, daß sich Großes auch im Kleinen verbergen kann. Kennzeichnend dafür ist schon ihre erste Arbeit über Säugetiere, die im Biologischen Zentralblatt 1917 erschien und sich mit dem „Knacken" der Rentiere beim Laufen befaßte. Es folgten Studien zur Systematik der Sechsenderhirsche der Gattung *Rusa* und viele andere Untersuchungen, die ihrem Namen in der Wissenschaft hohen Klang gaben.

Im Rahmen dieser Beschäftigung stieß ERNA MOHR schon bald auf weitere brennende Fragen. Ihr Sinn für die Erhaltung des Bestehenden, die damit verbundene Achtung vor dem Lebendigen ganz allgemein, waren der innere Antrieb zu einer ihrer weiteren entscheidenden Leistungen. Sie wurde die Vorkämpferin für einen echt wissenschaftlich begründeten und nicht nur sentimental bestimmten Naturschutz. Sentimentalität lag ERNA MOHR nicht! Besonders bedroht war in Europa der Wisent, jenes imponierende Wildrind. ERNA MOHR lag die Reinerhaltung dieser vielfältig bedrohten Tierart am Herzen. 1925 ergriff sie bei einer Tagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Jena das Wort und berichtete über Maßnahmen und Arbeiten zur Erhaltung des Wisent. Sie rüttelte auf. Sie wurde die erste Zuchtbuchführerin einer internationalen Gesellschaft und erreichte dadurch, daß die letzten Reste des Wisent nicht durch Kreuzung mit seinem nordamerikanischen Vetter verfälscht wurden. Heute ist der Wisent gerettet. Kennzeichnend für ERNA MOHR ist ein Zitat aus einer Arbeit, in welcher sie sich mit Bestrebungen, zu raschen, äußerlich imponierenden Erfolgen zu kommen, auseinandersetzt: „Man muß zur rechten Zeit warten können." Auch das Przewalkiwildpferd gehört zu den bedrohten Tierarten. In freier Wildbahn ist es wohl schon erloschen. Nur in Zoos leben noch 125 Vertreter der Art. ERNA MOHR hat durch viele Schriften das Interesse für diese Wildart zu wecken gewußt, sie hat viele Tatbestände gesammelt, sie hat ein Zuchtbuch begonnen und die Argumente für die besten Erhaltungsmaßnahmen zusammengetragen. Erst wenige Wochen vor ihrem Tode erschien in der Zeitschrift „Equus" eine höchst wichtige Studie, in welcher ERNA MOHR auf der Grundlage ihrer mehr als 50jährigen Phototätigkeit in Zoologischen Gärten Fragen der innerartlichen Variabilität dieser Tiere entscheidend klären konnte. Wenn diese ernste Mahnung beachtet wird, kann vermieden werden, daß durch zu enge Betrachtungsweisen aus den letzten Resten einer Wildart Anfänge einer Haustierzucht werden. Auch die Dokumente über jene Tierarten, welche in unserem Jahrhundert ausgerottet wurden, hat ERNA MOHR sorgfältig zusammengetragen. Stellvertretend für andere Studien sei die jüngst in der Reihe „Mammalia depicta" erschienene Arbeit über den Blaubock genannt, welche in einer Besprechung der Deutschen Literaturzeitung als eine Perle deutschen zoologischen Schrifttums bezeichnet wurde.

Sind schon diese Leistungen hoher Bewunderung wert, so ist aber noch ein weiterer Bereich zu nennen, welcher die Bedeutung der Persönlichkeit von ERNA MOHR heraushebt. Die heimatverbundene Lehrerin begann, die Tierwelt Schleswig-Holsteins zu betrachten. Zunächst erfolgte eine Bestandsaufnahme, die den Interessen an Fischen gemäß, bei Wassersäugetieren, den Seehunden und Walartigen, anfing und sich auf die Kleinsäugetiere erweiterte. Die zahlreichen Einzelbetrachtungen wuchsen zusammen, und 1937 wurde ein Werk über die freilebenden Nagetiere Schleswig-Holsteins vorgelegt, welches der Kleinsäugerforschung ganz allgemein sehr viele Impulse gab. Doch bei diesen Arbeiten rückte das lebende Tier immer mehr in den Vordergrund. ERNA MOHR begann Tiere zu halten. Von 1928 an erschienen Arbeiten zur Biologie von Säugern, von so einfachen Tieren wie Ratten, Schläfern oder mäuseartigen. Die ersten Pfleglinge stammten aus Norddeutschland, doch ab 1929 wurden auch die Verwandten dieser Tiere im Gebirge in die Arbeit einbezogen. In Freiheit studierte ERNA MOHR Lebensraum und Lebensgewohnheiten, verglich die Eigenarten in den Lebensgemeinschaften und setzte die Beobachtungen scharfsinnig an Gefangenschaftstieren fort. So gelang es ihr, zufällige Beobachtungen von arttypischen Besonderheiten zu trennen. Nun regten auch die Zoos zu ähnlichen Studien bei größeren Säugern an. Seltene ausländische Tiere kamen manchmal lebend ins Zoologische Museum Hamburg, so Blindmulle, Schlitzrüßler oder Baumratten. Ich erinnere mich noch immer, wie ERNA MOHR mit ihren dicken, großen Baumratten auf der Galerie des alten Zoologischen Museums umherwandelte, diese seltsamen Tiere belauschte und in ihren Eigenarten kennenlernte. Es ergaben sich eine Fülle wichtiger biologischer Daten, die

in knapper, schlichter Sprache veröffentlicht wurden. Zunächst fanden die Arbeiten nur bei einem kleinen Kreis von Zoologen Beachtung. Doch die Arbeiten trugen bei, in der Zoologie ein allgemeines Interesse am Verhalten der Tiere zu entwickeln, und bald gewannen die Beobachtungen von ERNA MOHR eine große Bedeutung als Grundlage für ein sich rasch entfaltendes Forschungsgebiet. ERNA MOHR hat als einer der Pioniere auf dem Gebiet der Verhaltensforschung der Säugetiere zu gelten. Sie hat ein Forschungsgebiet vorausahnend entwickeln helfen, welches heute vielen Zweigen der Wissenschaft wichtigste Informationen zuführt. ERNA MOHR hat stets auf Experimente verzichtet und Einsichten vom unbeeinflußten Tier erstrebt. Daß dies ein Verfahren von außerordentlichem Wert ist, wird heute immer klarer anerkannt.

Es setzt nicht in Erstaunen, daß ERNA MOHR bei solchen Leistungen schon frühzeitig internationale Anerkennung fand. Bereits 1919 war sie Gast des holländischen Fischereiinstituts, und viele Freundschaften hat sie seither in Holland geschlossen. Weitere Freunde fand sie in Schweden, Dänemark, Polen und England, der Tschechoslowakei, Ungarn und überseeischen Ländern. Einen lebhaften Schriftwechsel führte sie mit amerikanischen Zoologen und schon frühzeitig hat sie in Zeitschriften der USA publiziert. Forscher wohl aller Erdteile suchten und fanden bei ERNA MOHR vielseitig begründeten Rat. Die Wissenschaft hat dieser Persönlichkeit, deren Erfolge nur durch eisernen Willen und selbstlosen Einsatz der hohen geistigen Gaben erreicht werden konnten, Anerkennung nicht versagt. 1944 wurde ERNA MOHR zum Mitglied der Kaiserlich-Leopoldinisch-Karolinischen Akademie der Naturforscher in Halle berufen, 1950 verlieh ihr die Naturwissenschaftliche Fakultät der Universität München den Ehrendoktor. ERNA MOHR haben diese Ehrungen gewiß erfreut, aber sie blieb der bescheidene, hilfsbereite und einsatzfreudige Mensch bis zu den letzten Tagen.

Viele Organisationen haben ERNA MOHR für Hilfe zu danken, dem Pelzgewerbe, Hundezüchterorganisationen und vielen anderen gab sie Rat. Ich habe an dieser Stelle den Dank der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde abzustatten, der sie seit der Gründung angehörte, die sie nach dem Kriege wieder aufbauen half, deren Zeitschrift sie bis zuletzt mit als Schriftleiter betreute und zu Ansehen führte. Wir haben ERNA MOHR bei unserer diesjährigen Tagung in Bern am 9. September zum Ehrenmitglied ernannt, am 10. September ist ERNA MOHR verschieden. Wir wußten von der Schwere ihrer Krankheit nicht, die Kunde von ihrem Tode hat uns überrascht. Auch persönlich möchte ich ERNA MOHR letzten Dank sagen. Dem Doktoranden gab sie Rat, als Assistenten viele Anregungen und Kritik, während des Krieges ließ sie mich als Soldat ihre Verbundenheit ständig spüren, beim Neuaufbau meiner Existenz nach dem Kriege gab sie mir nicht nur die ersten Teller, Tassen und Löffel, sie sorgte auch für geistiges Rüstzeug. Vier Jahrzehnte war sie mir eine treue Beraterin und Freundin. Aber nicht nur ich allein durfte mich ihrer Förderung erfreuen, auch meinen jungen Mitarbeitern galt ihre Sorge und Hilfe. So steht denn heute auch eine Gruppe junger Wirbeltierforscher, welche an der Universität Kiel heranwuchs, trauernd an diesem Sarge und legt tief bewegt einen Kranz nieder. Doch der Kreis dankbarer junger Menschen ist nicht auf Kiel und nicht auf die Universität begrenzt. ERNA MOHR gehörte allen!

Lange wußten wir, daß ERNA MOHR nicht gesund war. Sie hat sich eisern beherrscht, so erschien uns ihr Tod plötzlich. Gewiß, es war ein erfülltes Leben, doch es ist schwer, von einem Menschen Abschied zu nehmen, der immer zur Stelle war, wenn man ihn brauchte, der sich nie aufdrängte, der einfach da war, der stets bereitwillig spendete und dessen Hilfe so selbstverständlich wirkte. Dies alles zeugte von der Größe ihrer Persönlichkeit und vor diesem Geheimnis der großen Persönlichkeit beugen wir uns in Ehrfurcht.

ERNA MOHR wird uns immer unvergeßlich sein, ihr nachzueifern sei unser Gelöbnis.

Professor Dr. Dr. h. c. WOLF HERRE, Kiel

Habitat selection of bats hibernating in a limestone cave

By S. Daan and H. J. Wichers

Dierfysiologisch Laboratorium, Universiteit van Amsterdam

Eingang des Ms. 9. 8. 1967

1. Introduction

In several papers (e. g., van Nieuwenhoven, 1956 and recently Punt and Parma, 1964) attention has been drawn to the fact that cave-dwelling bats can be found anywhere in the caves at the beginning of the hibernating season, whereas they concentrate more and more near the entrance as the winter advances. The gaining of further and more detailed information about this phenomenon was the main goal of the investigation here described, which was carried out in one of the artificial limestone caves in South Limburg (The Netherlands).

This cave-complex, the „Geulhemergroeve“ (number 87 in Bels' 1952 list of the South Limburg excavations), was mapped out during a preparatory investigation in the winter of 1962/63 and then visited monthly from October 1963 until May 1964. Of every twoday visit the first day was spent in systematically searching the whole cave and plotting on a map the bats thus found. On the second day temperature measurements were carried out near the bats and at several stations throughout the cave.

In the Geulhemergroeve nine species of bats were found hibernating:

Barbastella barbastellus (Schreber, 1774)
Myotis dasycneme (Boie, 1825)
Myotis daubentonii (Kuhl, 1819)
Myotis emarginatus (Geoffroy, 1806)
Myotis myotis (Borkhausen, 1797)
Myotis mystacinus (Kuhl, 1819)
Myotis nattereri (Kuhl, 1818)
Plecotus spec.: *P. auritus* (Linnaeus, 1758) or *P. austriacus* (Fischer, 1829)
Rhinolophus hipposideros (Bechstein, 1800)

One of the requirements of the investigation has been to avoid any disturbance of the hibernating animals. We did not band or even touch any bat, but only made silently notes about their positions and ambient temperatures. The necessary experience in identifying bats without handling them had been obtained during several winter excursions to the South Limburg caves under the direction of Prof. Dr. A. Punt (Laboratory of Animal Physiology, Amsterdam).

The authors wish to acknowledge the aid and encouragement by Prof. Dr. A. Punt and Dr. A. van Wijngaarden. Financially, the investigation was made possible by the State Institute for Nature Conservation Research (R. I. V. O. N.).

2. The cave of investigation

Topography

The Geulhemergroeve (see figure 1) is a large limestone excavation situated in the hills bordering the valley of the river Geul at the south side, in the municipality of Berg and Terblijt. The cave is connected by a narrow corridor with the much smaller "Koepelgroeve" (Bels' nr. 84), which has been dug out in a marl layer lying about ten meters below the Geulhemergroeve level. Except for this corridor the cave is practically horizontal, with a very slight slope upwards — roughly a rise of 8 meter over a distance of 600 m. — running southward from the main entrance in the north. There is not much variation in height and width of the corridors (estimated averages: height 2.50 m.; width 3.00 m.).

The Geulhemergroeve has four entrances originally, three of which were closed up by brick walls in the summer of 1963. In each of these walls small holes were kept open, especially to enable bats to fly in and out (thin arrows in figure 1). The main entrance is closed by an iron gate (fat arrow). In the Koepelgroeve one entrance was likewise closed by a wall with a bat hole, and one remained open during both seasons of investigation. Finally, there is a connection with the outside world in a vertical ventilating shaft (see figure 1), about 35 meters high, which was sunk by a former mushroom grower in the Geulhemergroeve. This shaft is only one meter across and is probably not used as an exit or entrance by the bats hibernating in the cave.

In order to facilitate the evalution of the data collected on bat distribution and temperature, we divided the whole cave — the two caves will be regarded as one and called Geulhemergroeve for the purposes of this article — arbitrarily into eight sections, numbered I—VIII (see figure 1). Of each section the total area of the corridors was determined by weighing the corresponding areas of a map (scale 1:1.000), cut out along the walls, and by dividing the values thus obtained by the weight of 100 cm^2 of the same paper, corresponding with 10.000 m^2 (= 2.47 acres). The corridor surfaces of the sections are given in table 3.

Microclimatology

Measurements of air temperature on the ground and near the roof in the corridors were taken on the second day of each visit at twenty-three stations, which are indicated in figure 1 as a — w. An NTC-thermometer as described by Punt and Parma (1964) was used. It would carry too far to give here all the data of temperatures measured. The range of variation of the temperature at each of the 24 stations and in each of the eight sections is shown in table 1.

It is not surprising that sections I and II, where the two prominent entrances are located, have the largest fluctuations in temperature, since cave conditions here are, of course, largely influenced by the weather outside. On the other hand, the rear of the excavation (section VIII, stations v, w) remains fairly constant at about 10.4° C. Sections IV and VII likewise fluctuate very little in temperature, though a bit more than section VIII. Sections III, V and VI are climatologically intermediate between these "peripheric" sections and the entrance areas. Section V, though, contains an entrance in the form of three small bat holes in a brick wall, that connect the cave with the outside world. These connections, however, influence the cave circumstances far less than a large entrance does. In 1962/63, before the brick wall was built, the range of fluctuation in section V was —1,6—7,9° C (roof) and —4—7,2° C (floor). The warming effect of the wall in 1963/64 is obvious.

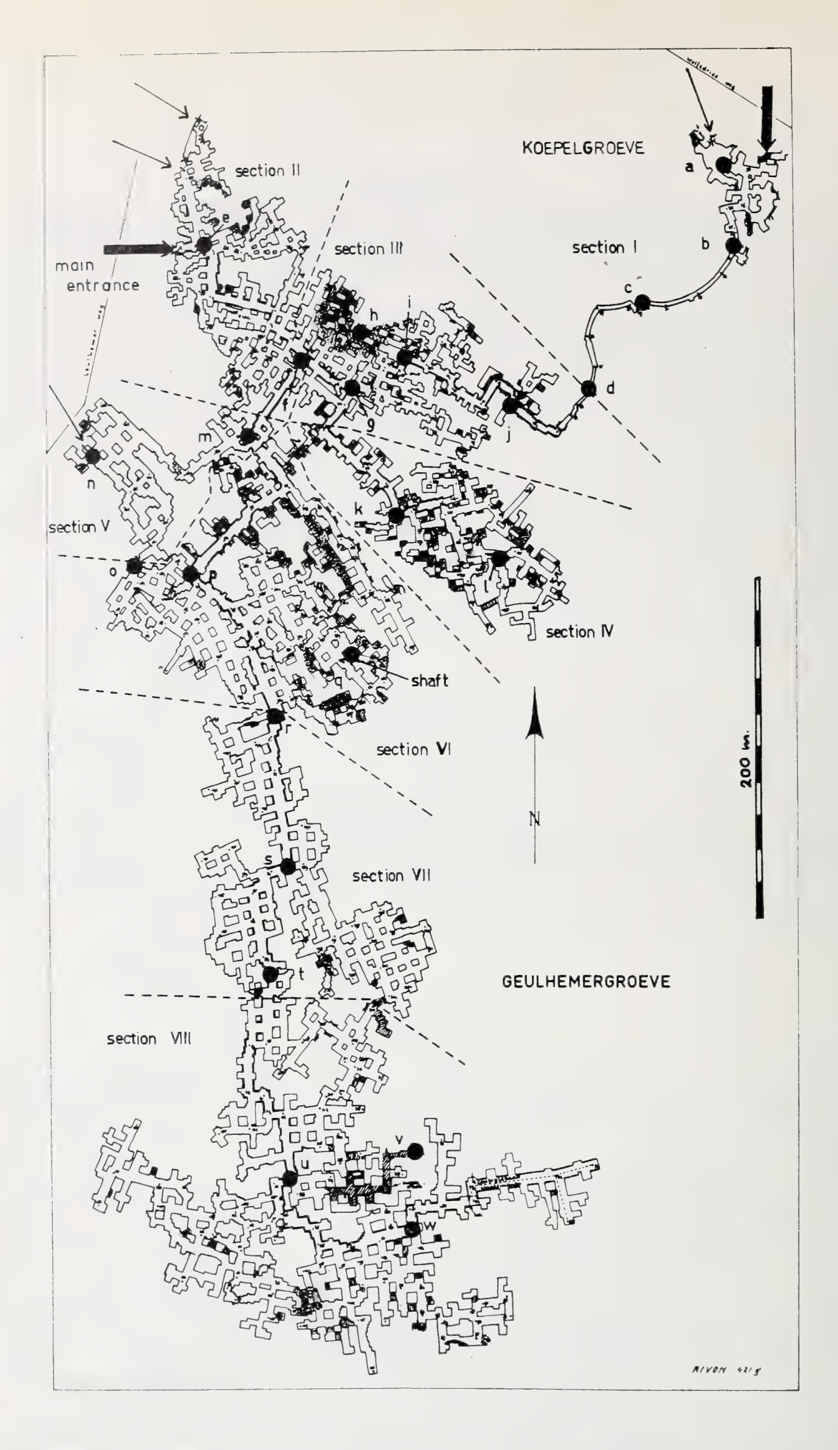


Fig. 1. Map of the excavation; entrances, sections and temperature stations are indicated. There are two main corridors: one in west-east direction, leading from the main entrance to the Koepelgroeve (stations e, f, g, i, j, d, c, b, a) and one in north-south direction (stations e, f, m, p, r, s, t, u, w). Thick arrows point to entrances, thin arrows to former entrances with bat holes

Figures 2 and 3 give an impression of the distribution of roof temperatures over the cave for one day in each season with mildly freezing weather. Again, these figures demonstrate that air temperatures were higher in 1963/64 in most parts of the cave. This difference is probably due to the prolonged periods of severe frost in 1962/63 and to the construction of walls in most of the entrances. The most drastic change came about in section V, sections I and II each having retained one entrance.

Figure 4 shows the temperatures measured along the two main corridors on October 20, 1963 and on January 4, 1964. Under the graphs the height-length diagrams of both corridors are given (please, note the different horizontal and vertical scales!). The differences in temperature between both dates are of course only striking in entrance areas (stations a, b, c, d, e, f). In the deep periphery of the cave (stations t, u, v, w) outside conditions have lost their influence. Except for the entrance, this is always the warmest part of the cave. Intermediate areas (stations f, m, p, r) are always colder than the rear, at high as well as at low outside temperature.

Table 1

Range of temperatures measured at 23 stations (see figure 1) in the Geulhemergroeve on seven days in the season 1963/64

Outside temperature ranged on these days from — 5° C (December 12) to 17° C (October 20)

Station	Section	Roof air layer	Bottom air layer
a	I	3.0— 8.4	0— 8.4
b	I	4.1— 8.9	4.1— 8.8
c	I	5.1— 8.8	5.1— 8.8
d	I, III	6.1— 8.8	5.8— 8.8
e	II	3.2—11.7	—3.1—10.3
f	II	6.5— 9.0	5.8— 8.8
g	III	7.5—10.0	7.3— 9.9
h	III	8.4— 9.2	8.2— 9.1
i	III	8.2— 9.2	8.1— 9.0
j	III	6.5— 9.1	6.1— 8.9
k	IV	9.6—10.1	9.4—10.0
l	IV	9.9—10.4	9.9—10.4
m	V	6.7— 9.0	6.5— 8.8
n	V	7.4— 8.7	7.3— 8.5
o	V, VI	7.7— 8.4	7.5— 8.2
p	VI	8.2— 9.2	8.1— 8.9
q	VI	8.8— 9.7	8.8— 9.2
r	VI, VII	9.3— 9.7	8.9— 9.5
s	VII	10.0—10.4	9.8—10.3
t	VII	10.3—10.4	10.2—10.3
u	VIII	10.3—10.5	10.2—10.4
v	VIII	10.3—10.6	10.3—10.5
w	VIII	10.3—10.4	10.3—10.4
section	I	3.0— 8.9	0— 8.8
	II	3.2—11.7	—3.1—10.3
	III	6.1—10.0	5.8— 9.9
	IV	9.6—10.4	9.4—10.4
	V	6.7— 9.0	6.5— 8.8
	VI	7.7— 9.7	7.5— 9.5
	VII	9.3—10.4	8.9—10.3
	VIII	10.3—10.6	10.2—10.5

Moreover, the entrance section II (stations e, f) is distinguished by a great difference in temperature between roof and bottom air layers, whereas these values are nearly equal further back in the cave. This is due to thermocirculation: At low outside temperatures (in January), cold air flows into the cave along the ground, whilst along the roof there is a much warmer current in the opposite direction. In summer the situation is just the reverse: relatively cold air from the interior of the cave flows out over the ground, and relatively warm air is drawn inwards along the roof. This is usual in the so-called *static horizontal caves* (cf. van Nieuwenhoven, 1956) to which the Geulhemergroeve can largely be reckoned.

However, there are two features in the topography of the cave, which give a slightly 'dynamic' aspect to the microclimate. The first is the steep corridor connecting the Geulhemergroeve with the Koepelgroeve. In the right half of figure 4 (bottom) the temperatures measured in section I (stations a—d) show that hardly any difference exists between top and bottom air layers in this corridor, although temperature fluc-

tuation is as large here as in the entrance section II. Obviously, there is no normal thermocirculation pattern in the corridor: when the outside temperature is low, cold and dry air from the Koepelgroeve is drawn upwards rapidly through the whole corridor, as in an internal chimney. But when it is warm outside (in summer), there is a draught in the opposite direction, from the Geulhemergroeve down to the Koepelgroeve. In the corridor there is neither air stratification nor a separate movement of top and bottom layers. Wind measurements taken in 1962/63 showed us that the upward current in winter may exceed a speed of 60 centimeters per second.

More or less the same happens much more rapidly in the vertical shaft in section VI. Standing in the cave under the shaft on a hot day in summer, one can feel warm air from the outside running down. On the other hand in frosty weather a cloud of condensation above the shaft marks the upward current of damp air from within the



Fig. 2. Distribution of roof air temperatures on February 28, 1963. Outside temperature around freezing point (— 0,2° C)



Fig. 3. Distribution of roof air temperature on January 4, 1964. Outside temperature around freezing point (— 0,6° C)

cave. Generally speaking, in summer the cave has a chilling influence on the air, and a down current is established from the higher to the lower apertures. In winter, air is warmed up in the cave and — as in a stove — currents are directed upwards.

As was stated above, however, by far the largest part of the cave has been dug out at nearly one level, and in that part the normal thermocirculation pattern persists — especially in the main entrance section II, and formerly in the entrance section V as well. The summer and winter circulations in the two main corridors of the cave are diagrammed in figure 5 and 6.

Measurements of humidity were not carried out. It is a wellknown fact that the large limestone caves have a fairly high relative humidity of 95 to 100% in the deepest parts. In the entrance areas under winter conditions the air layers near the

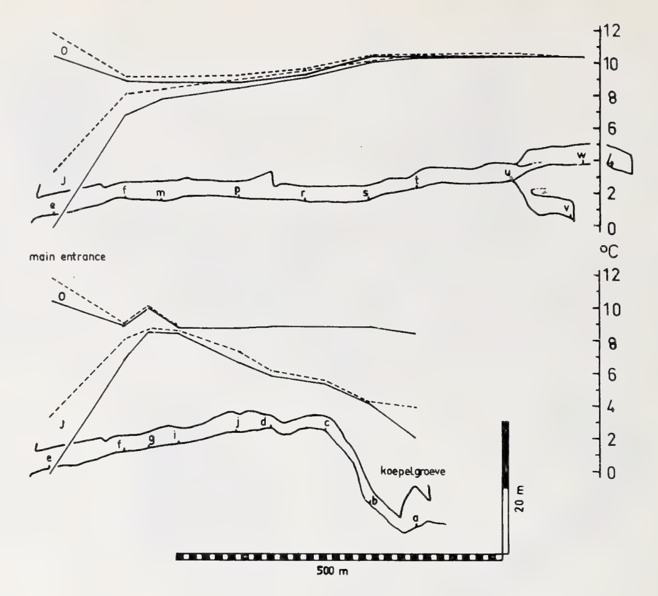


Fig. 4. Roof (dotted line) and bottom (drawn line) air temperatures along the two main corridors on a warm (October 20, 1963; O) and a cold day (January 4, 1964; J). Height profiles of these corridors are also shown (note the different horizontal and vertical scales)

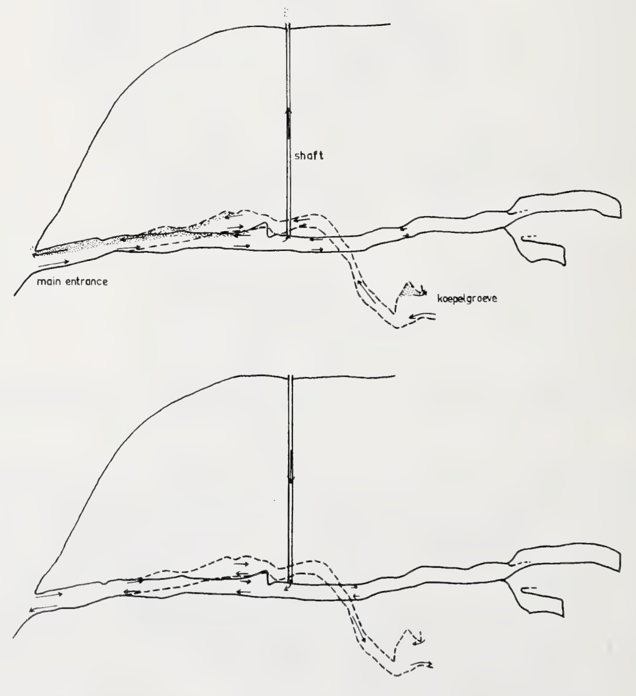


Fig. 5 (above). Winter pattern of circulation in the two main corridors and in the ventilation shaft. Areas of condensation are dotted. Scales as in figure 4 — *Fig. 6 (below).* Summer pattern of circulation in the two main corridors and in the ventilation shaft. Scales as in figure 4

roof, coming from the inside, are very damp, which often results in fog by the chilling influence of the lower air current. The latter is cold and dry. Stratification of the air layers in the entrance sections is strictly horizontal; consequently the horizontal limit of the fog in winter can be fairly sharp. The extension of this "condensation zone" in limestone caves can be defined by hanging light metal strips from the roof of the corridors and by checking after a few days if any condensation has taken place (VAN WIJNGAARDEN, in press). A standard interval between hanging and reading of the strips — e. g., two days — should be observed. After a month or more even in the farthest rear of the excavation the strips will be covered with a coat of dew.

Heavy condensation within a few days, and limited to the upper parts of the corridors occurs only in those entrance areas with thermocirculation and with a well marked difference in temperature between roof and bottom air layers. In frosty days, the condensation zone in the Geulhemergroeve covered about the sections I (except for the draughty steep corridor between the caves) and II. In 1962/63, before the entrance in V was closed up, also in V and VI a zone of condensation used to be established.

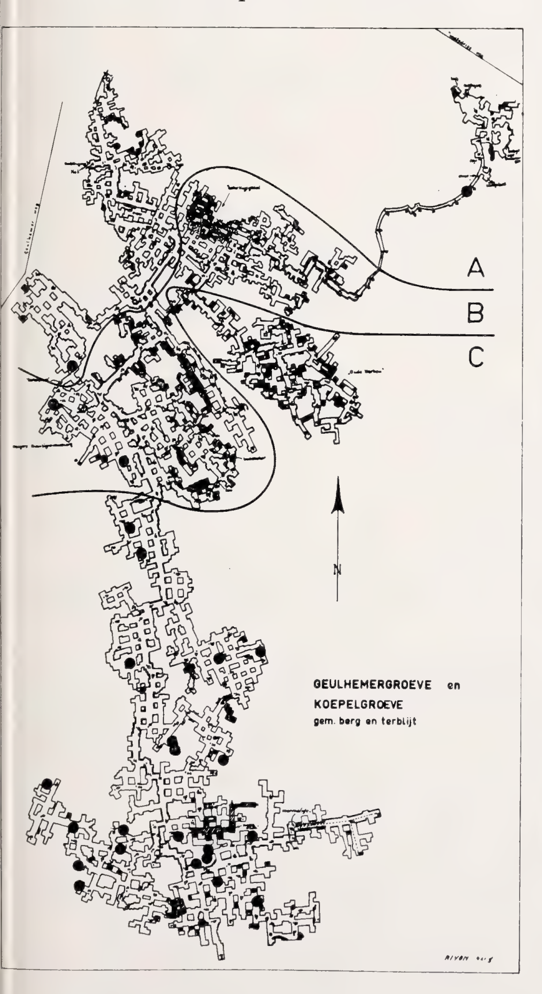


Fig. 7. Distribution of bats on October 19, 1963. Each dot represents one animal

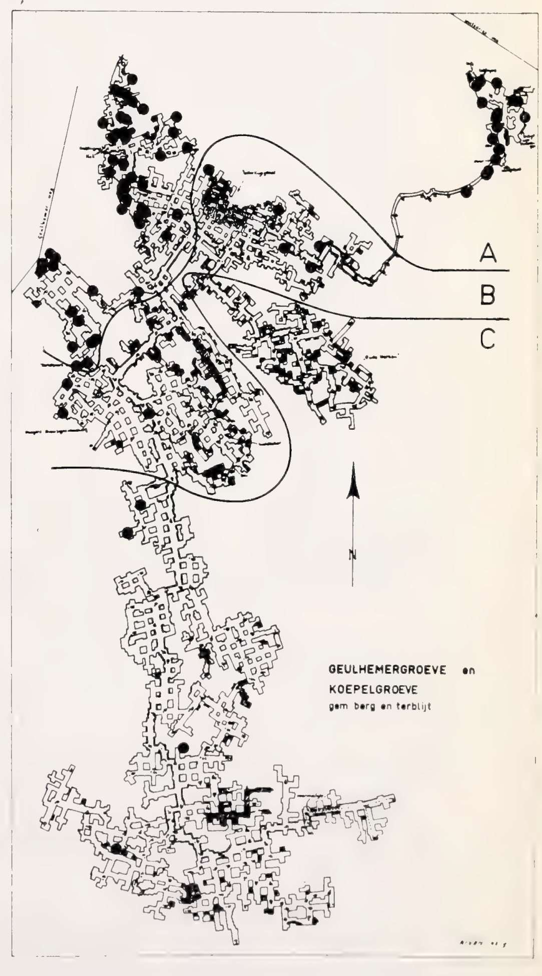


Fig. 8. Distribution of bats on April 2, 1964. Each dot represents one animal

3. "Internal migration"

During several preparatory visits in 1962/63, we had got the impression that the bat populations hibernating in the Geulhemergroeve move to the entrance parts of the cave in the course of winter. More detailed data concerning this phenomenon were collected during eight visits in 1963/64: October 19, November 16, December 14, January 3, February 5, March 8, April 2 and May 5. At each of these days the cave was investigated thoroughly, and the exact location of every bat present — as far as visible — was noted on a map of the cave.

Figures 7 and 8 summarize the distribution of the bats at two of these dates. On October 19, most of the animals were found in the southern half, in the rear of the excavation. On April 2, these "peripheric" sections had been almost completely abandoned and the bats were sleeping in large concentrations in the front of the cave.

Table 2 contains the total numbers of bats — regardless of species — found to be present during each of the visits in the various sections, and in the whole cave. Evidently, the number of bats hibernating in the Geulhemergroeve increased mainly during the months of October and November, to remain fairly constant at 98—99 specimens from December until March. In April most animals left the cave in search of their summer habitats.

The distribution of the bats over the different sections remains by no means the

Table 2

Number of bats present in each of the sections per visit

Section	Oct. 19	Nov. 16	Dec. 14	Jan. 3	Feb. 5	Mar. 8	Apr. 2	May 5
I	1	14	17	14	18	25	16	0
II	0	7	15	28	33	31	33	2
III	0	4	5	5	6	7	5	2
IV	0	3	3	2	1	1	0	0
V	1	10	26	22	26	24	15	1
VI	2	8	13	11	4	5	3	1
VII	5	8	7	9	8	3	2	1
VIII	16	13	12	8	2	3	2	2
whole cave	25	67	98	99	98	99	76	9

Table 3

Number of bats per 10 000 m² corridor surface in each of the sections per visit

Section	Surface	Oct. 19	Nov. 16	Dec. 14	Jan. 3	Feb. 5	Mar. 8	Apr. 2	May 5
I	1,600	6.2	87	106	87	112	156	100	—
II	5,200	—	13	29	54	63	60	63	3.8
V	2,600	3.8	38	100	85	100	92	58	3.8
III	5,200	—	7.7	9.6	9.6	12	13	9.6	3.8
VI	10,000	2.0	8.0	13	11	4.0	5.0	3.0	1.0
IV	4,600	—	6.5	6.5	4.3	2.2	2.2	—	—
VII	7,600	6.6	11	9.2	12	11	3.9	2.6	1.3
VIII	16,300	9.8	8.0	6.8	4.9	1.2	1.8	1.2	1.2
whole cave	53,100	4.7	13	18	19	18	19	14	1.7

Table 4

Specific composition of the cave population in each visit

Species	Oct. 19	Nov. 16	Dec. 14	Jan. 3	Feb. 5	Mar. 8	Apr. 2	May 5
B. barbastellus	—	—	1	—	—	1	—	—
Plecotus spec.	—	—	1	1	1	—	—	—
M. nattereri	—	—	3	3	5	5	3	—
M. mystacinus	2	22	24	28	29	27	21	1
M. daubentonii	6	20	30	30	23	27	21	—
M. myotis	5	6	10	10	9	8	5	1
M. dasycneme	10	8	16	14	18	19	16	1
R. hipposideros	1	3	3	3	4	4	3	—
M. emarginatus	1	8	10	10	9	8	7	6
together	25	67	98	99	98	99	76	9

same throughout the season. For instance, section VIII lodged 16 bats in October, which number steadily decreased during the winter. In the mean time, there were three sections (I, II, V) with an increasing bat population.

These entrance sections contain the largest numbers of bats. But as the sections as distinguished by us are widely different in area, these figures do not represent sufficiently the differences in bat density. Therefore, concentrations per unit of corridor surface have been calculated (see table 3). With respect to the changing densities of the bat populations the sections can be pooled in three "zones". This grouping reveals a close relation with the topographical and climatological properties of the cave areas:

Zone A consists of the sections with a very high bat density which increases during the season (in section I and II also after December, in section V only before). These are the entrance sections.

Zone B: Sections lodging small populations and showing little fluctuation in number. These sections III and VI are topographically as well as climatologically intermediate between entrance sections and periphery.

Zone C: Sections showing a steady decrease in bat density from November to March. These form together the deep "periphery" of the cave: IV, VII and VIII.

The difference between the intermediate zone B and zone C may not be as convincing as that between A and B, neither in number of bats nor climatologically. The division of the back parts of the cave into B and C is made, however, in order to enable a comparison between the two extreme zones A and C.

Summarizing, we could conclude that all species of bats taken together (see table 2 and figure 9 top left) tend to be found in the rear of the cave (zone C) in the beginning of the hibernating season (figure 7) and to concentrate in the entrance zone A in the course of the winter.

We then proceeded to check which species of bat cause this phenomenon, which has been called "internal migration". The division into three zones appeared to be useful for further analysis. In figure 9 the total numbers of bats found are given in histograms, based on table 4, in addition to the seasonal changes in percentual distribution in zones A, B and C in seven species of bats.

Four species of the genus *Myotis* evidently behave in the way described for all the bats together: *M. mystacinus, M. daubentonii, M. dasycneme* and *M. myotis* are each found mainly in zone B and C in October, while more or less rapidly — roughly in the sequence of species given here — from November onwards zone A becomes inhabited, zone C simultaneously being abandoned.

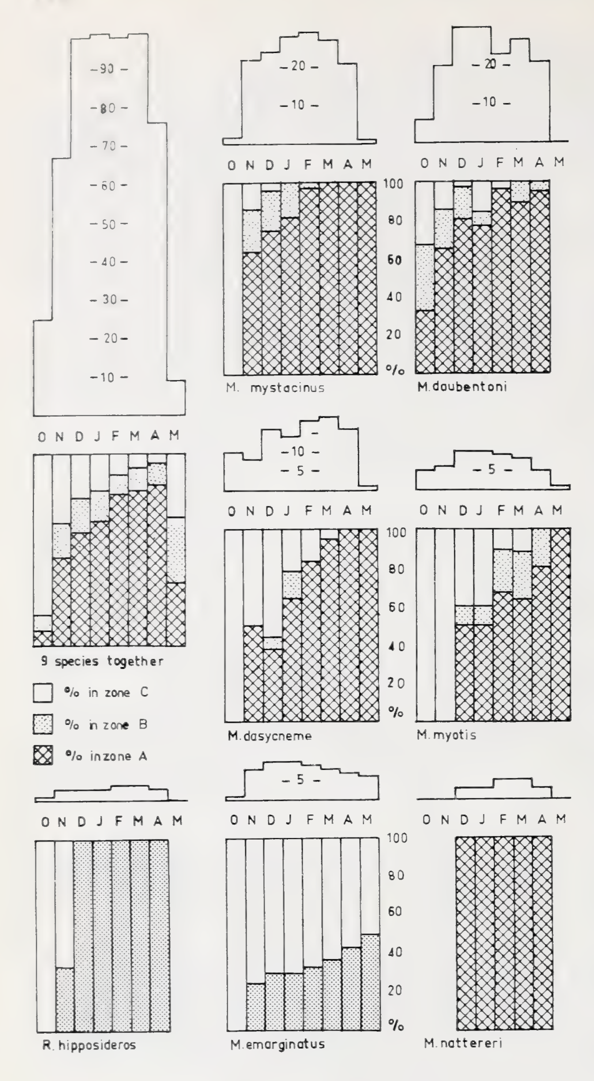


Fig. 9. Histograms showing the number of bats present in the cave in each visit (above) and a graphic representation of the distribution of bats over the cave zones (below)

In the lower left corner of figure 9 the changing distribution of *Rhinolophus hipposideros* and *Myotis emarginatus* is shown, two species which were found exclusively in the back parts (zone B and C) of the excavation. These two figures may give some impression of migration from zone C to B, but this is hardly plausible. The number of Lesser Horseshoe Bats is too small for us to attach much value to their distribution. In *Myotis emarginatus* the steady percentual increase in B from February to May is not a real increase, but is caused by the departure of one specimen from zone C each month.

Whereas these two species were not found in any entrance section, *Myotis nattereri, Plecotus* spec. and *Barbastella barbastellus* were found sleeping exclusively in zone A. The latter two species are only occasionally found in the Geulhemergroeve.

As can be deduced from figure 9, the four species clearly showing "internal migration" are those which form the largest part — this is about 80 % — of the total bat population of the cave. On several occasions in the following discussions it will be necessary to take the data on these species together. In May, however, the specific composition of the bat population in the cave has changed: While nearly all other bats have then left the cave, most specimens of *Myotis emarginatus* still sleep in the back parts. The relative abundance of this species in the end of the hibernating season causes the percent of the overall population in zone A suddenly to be reduced to 33 % (against 84 % in April; see figure 9 top left). This prolonged hibernating period seems to belong to the normal behaviour of the species. Differences in the duration of the hibernating period will be discussed in a later chapter.

Although the differences in behaviour of the various bat species as described here may seem rather occasional, since they rest on data obtained in only one season, observations in the literature on bat distribution in the caves support the general value of these differences. Figures given by VAN NIEUWENHOVEN (1956, table I) suggest that

Myotis nattereri and *M. mystacinus* show some "internal migration" in the 'Apostelhoeve'-cave, while "*M. emarginatus, M. dasycneme* and *Rhinolophus hipposideros* stay deeper in the mountain". Punt and Parma (1964) describe how *M. mystacinus, M. nattereri* and *M. myotis* prevailed in the entrance section of the 'Kloostergroeve' in January, whereas *M. emarginatus, M. dasycneme* and *R. hipposideros* were found regularly distributed over this small excavation. Sluiter and van Heerdt (1963) found in January *M. emarginatus* occupying a rear section of the 'Sibbergroeve', whereas *M. myotis, M. mystacinus* and *Plecotus auritus* obviously preferred one entrance section. The study by Bezem, Sluiter and van Heerdt (1964), extending over several years' surveys in various caves, revealed a preference in the month of January for the outer cave regions in *M. mystacinus, M. nattereri* and *Plecotus auritus*. The species *M. emarginatus, M. daubentonii* and *R. hipposideros* preferred the 'inner regions' (more than 50 meters from the entrance). It should again be emphasized that this preference changes in the course of the season, at least in several species.

Apart from such data on the bats hibernating in South Limburg, literature on foreign caves adds to our understanding of specific differences in choice of cave sections. In the 'Sontheimer Höhle' in Southern West-Germany, for instance, *Eptesicus serotinus, Plecotus auritus* and *Myotis bechsteini* are found in the extreme front part (Frank, 1960). When going deeper into this cave, this author met a colony of *Barbastella barbastellus* first, then *Myotis nattereri, M. daubentonii* and *M. mystacinus*, and in the deepest part of the cave *M. myotis* and *R. hipposideros* hibernated.

Concerning the seasonal migration within a cave, Roer and Egsbaek (1966) recently reported on *Myotis daubentonii* assembling in the front parts of a limestone excavation near Daugbjerg (Jylland, Denmark). These animals were supposed to have been hibernating in deeper areas of the cave and hidden away in crevices.

Combined with such observations, our data from the Geulhemergroeve lead to the idea of a specific sequence in differential selection of cave areas,

Barbastella barbastellus — preferring entrance parts,
Plecotus auritus — preferring entrance parts,
Myotis nattereri — preferring entrance parts,
Myotis mystacinus — preferring rear of the cave in autumn, entrance parts in winter,
Myotis daubentonii — » »
Myotis myotis — » »
Myotis dasycneme — » »
Rhinolophus hipposideros — preferring rear of the cave,
and *Myotis emarginatus* — preferring rear of the cave,

This sequence has only general value, and does not pretend to be accurate in detail. For instance, it may be true that *Myotis nattereri* performs "internal migration" in small and relatively cool excavations (e. g., the 'Apostelhoeve'-cave: van Nieuwenhoven, 1956), whereas *Myotis dasycneme* is supposed to stay in the back parts of such caves (e. g., 'Apostelhoeve' and 'Kloostergroeve': Punt and Parma, 1964). Other species, hibernating only occasionally in South Limburg caves may be located in this sequence roughly as follows:

Eptesicus serotinus — found only in entrance parts,
Pipistrellus pipistrellus — found only in entrance parts (in the 'Cannerberg', van Heerdt and Sluiter, 1961),
Myotis bechsteini — found mainly in entrance parts,
Rhinolophus ferrumequinum — found mainly in the rear, and

Plecotus austriacus: This species, which was only recently recognized is supposed to hibernate in the deep periphery of the caves (VAN WIJNGAARDEN, 1962). VAN BREE and DULIC (1963) have called this observation in question.

4. Displacement activity

Displacements within the cave of hibernation — and to a certain extent also between separate caves (FOLK, 1940; VERSCHUREN, 1949; PUNT and VAN NIEUWENHOVEN, 1957) — occur throughout the whole winter season. In addition to bats which are found in exactly the same position for several months, there are specimens present at a certain locality at one visit only. Indications in the literature on bats hibernating in South Limburg caves suggest, however, specific differences in this behaviour. For instance, TER HORST and VAN NIEUWENHOVEN (1958) state that only *Myotis emarginatus* has a long and uninterrupted hibernation. The other species wake up from time to time, and often move to new locations.

During the investigation carried out in the Geulhemergroeve we could get an impression of the relative extent to which individual displacements occur in the various species, both in regard to the cave area and to the period in the hibernating season. As a measure of displacement activity we chose the relative number of animals, which had disappeared between two visits from their former hanging places. Instead of this number we could have used the number of bats occupying new locations in the cave, but in that case in autumn any new animals flying into the cave would be counted as well, thus confusing the information about the activity of those bats that had already started on their hibernation.

Calculation of an index Z, representing the displacement activity in the various species and months, is as follows:

Let X be the number of bats, present in the cave in a certain visit, and Y the number among X, which is still hanging in the same locations when the next visit is made,

then $\frac{X-Y}{X}$ is the relative frequency of animals moved between both visits.

The intervals between the pairs of visits being unequal, however, this relative frequency should be calculated for a standard interval. As such, a period of four weeks was chosen. If the actual length of the interval is **i** days, the standardized relative frequency Z can be calculated in the formula:

$$(1 - Z)^i = (Y/X)^{28}$$

This formula is based upon the following considerations:

Y/X = the relative number of bats still occupying their original locations after i days.

Z = the relative number of bats moved from their original locations after 28 days. Hence,

(1—Z) = the relative number of bats still occupying their original locations after 28 days.

It is reasonable in the model to assume the relative number of nondisplaced bats to be an i-power function of the fraction **p** nonmoved after one day: If on each day of an interval a fraction (1—p) of the bats occupying original locations moves, the relative number of nonmoved bats is:

after one day:	p		
after two days:	p^2		
after i days:	p^i	$= Y/X$	
after 28 days:	p^{28}	$= (1-Z)$	
Hence, the relation	$(1-Z)^i$	$= p^{i.28} = (Y/X)^{28}$ follows.	

The values of the index Z thus calculated in the various species are given in table 5. Figure 10 shows the change in Z-values during the season in each of the most generally occurring species.

Table 5

Relative frequency of displacements per period of 28 days (Z)

Explanation in text. Z-values based on X < 5 appear in italics

Visit:	Oct. 19	Nov. 16	Dec. 14	Jan. 3	Feb. 5	Mar. 8	Apr. 2 May 5	mean over December — March
Period: ±	October	Novemb.	December	January	February	March	April	
Interval i:	28	28	20	33	31	25	33	
Species								
B. barbastellus	—	—	*1.00*	—	—	*1.00*	—	*1.00*
Plecotus spec.	—	—	*1.00*	*1.00*	*1.00*	—	—	*1.00*
M. nattereri	—	—	*0.43*	*0.64*	0.77	0.64	*1.00*	0.62
M. daubentonii	0.67	0.85	0.75	0.54	0.53	0.77	1.00	0.65
M. mystacinus	*0.50*	0.64	0.58	0.51	0.55	0.71	1.00	0.57
M. dasycneme	0.90	0.62	0.86	0.44	0.25	0.51	1.00	0.51
M. myotis	1.00	1.00	0.51	0.54	0.41	0.54	1.00	0.50
R. hipposideros	*1.00*	*0.67*	*0.43*	*0.29*	*0.47*	*0.54*	*1.00*	0.43
M. emarginatus	*0.00*	0.25	0.14	0.09	0.20	0.14	0.16	0.14
species together	0.80	0.69	0.64	0.47	0.46	0.63	0.88	

Except for *Myotis emarginatus,* these species exhibit a common phenomenon in having high displacement activity in autumn, which decreases as the hibernating season proceeds, and increases again in March and April, up to about $Z=1$. This pattern is, of course, most regular in the graph representing activity in all species together. There is, however, some variation as to species. The Z-values obtained for *Myotis nattereri* in the middle of the winter are somewhat higher than for the other species, whereas *M. emarginatus* has a constantly very low activity. Specimens of the latter species can often be found hanging at one site in the cave throughout the whole season. One animal was observed from November 16 until May 5 (a period of 172 days!) occupying the same location each time. TER HORST AND VAN NIEUWENHOVEN (1958) reported on a specimen of *M. emarginatus* sleeping 21 weeks at a single site. Of course, one is never sure that the animals have not been awake in between, and our index Z of 'displacement activity' may therefore not represent real activity, yet some correlation between the two is tacitly understood. We presume that displacement activity depends on the specific average sleeping period.

To express the specific differences in a numerical character, the Z-values obtained for the four intervals from December to April are averaged in the last column of table 5. In this period the total population remained rather constant in number, and displacement activity was minimal and not fluctuating very much.

Apart from the relation to species and to period in the season, activity of the

Table 6

Relative frequency of displacements per period of 28 days (Z) in the populations of *Myotis daubentonii*, *M. mystacinus*, *M. dasycneme* and *M. myotis* combined, in each of the cave zones distinguished. Z-values based on X < 5 appear in italics

Period: ±	October	November	December	January	February	March	April
Interval i:	28	28	20	33	31	25	33
zone							
A	*0.50*	0.68	0.65	0.41	0.44	0.65	1.00
B	*0.50*	0.78	0.62	0.74	*0.31*	0,84	*1.00*
C	0.89	0.88	0.89	0.88	0.77	*1.00*	—
whole cave	0.83	0.75	0.70	0.51	0.46	0.67	1.00

bats depends on the part of the cave in which they are hibernating. In table 6, this is worked out for the four "migrating" and most common species together, which are not very divergent in activity nor in preference of cave areas. In the same way as in table 5, Z-values were calculated for zones A, B and C of the cave, and plotted in a graph (figure 11).

Comparison of zones A (entrance area) and C (periphery) shows that, apparently, differences in displacement activity of the bats exist in these zones. In zone C the relative frequency of displacements (per period of 28 days) is about 0.9, without much fluctuation in the course of the season. On the other hand, in zone A there is again obviously a minimum in activity in January and February. Another feature

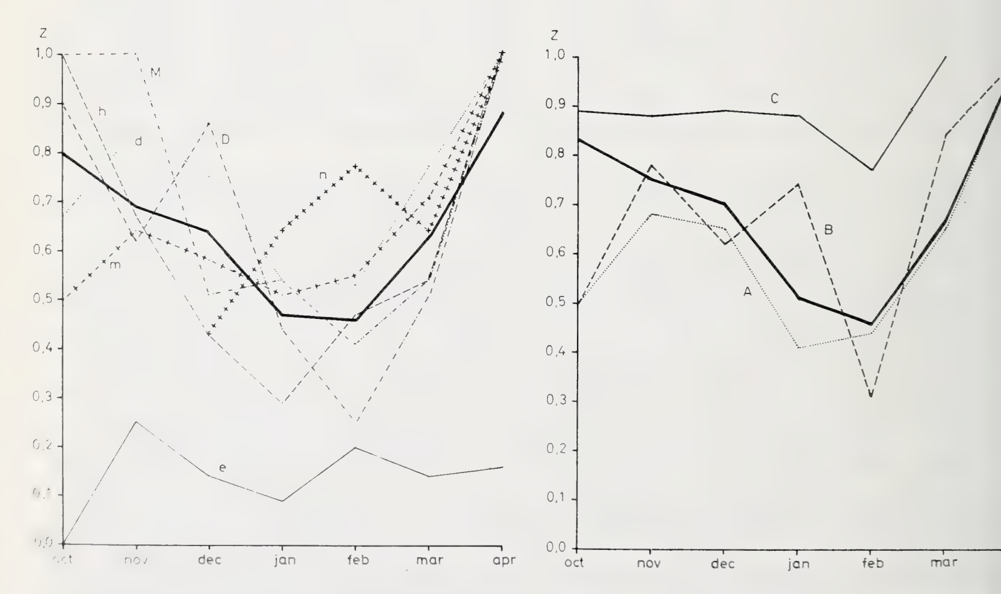


Fig. 10 (left). Displacement activity indices of each species in the course of the season — M = *M. myotis*, h = *R. hipposideros*, d = *M. daubentonii*, D = *M. dasycneme*, n = *M. nattereri*, m = *M. mystacinus*, e = *M. emarginatus*. The solid black line represents all species together — *Fig. 11 (right).* Displacement activity indices of the species *M. mystacinus*, *M. daubentonii*, *M. dasycneme* and *M. myotis* combined, in each of the cave zones in the course of the season. The solid black line represents animals of these species in the whole cave together

expressed in figure 11 is that the behaviour of the four populations combined in the whole cave is, in October, largely determined by the animals in zone C (the area harbouring the greatest part of the cave's population in autumn), but more and more by those in zone A as winter advances.

Summarizing, we can state that in autumn and spring all bat species taken together exhibit a high, and in the middle of the winter a low displacement activity. Such seasonal change in activity is not found, however, in *Myotis emarginatus* (hibernating in the rear of the cave, with constantly very low activity), nor in those species hibernating only in entrance parts of the Geulhemergroeve and having a high displacement activity *(M. nattereri, Plecotus* and *Barbastella).* It is the four commonest species *(M. mystacinus, M. daubentonii, M. myotis* and *M. dasycneme)* – and in addition perhaps *Rhinolophus hipposideros* – which are responsible for the low rate of displacement in January and February. In these species this fall in activity in the middle of the winter occurs in the entrance sections only.

High displacement activity is presumably related to frequent periodical arousal. As this activity is low in the cold entrance sections in winter and high in autumn and spring as well as in the warmer zone C during the whole season, a relation with temperature is hypothetically assumed: Lower environmental temperature seems to cause a lower frequency of arousal and displacement. This agrees well with the findings of Twente (1955) in North American species of the genera *Myotis, Eptesicus* and *Corynorhinus:* "Those hibernating bats that hang in unfavorable (warm) places become irritable and move in a shorter period of time than those in cooler, more favorable places".

5. Position of the bats

Exposition

In chapter 3, the preferences of the bats have been described as to the different parts of the cave (entrance zone, transitional zone and rear sections). On the other hand it is useful to consider habitat selection within these zones: bats are found in various positions, which expose them to, or protect them against climatological variation. In the deeper parts of the cave, there is hardly any difference in conditions between exposed positions and deep crevices in the rock. In the front part, however, – the zone of strong thermocirculation in winter – the bats hanging freely in the corridors are exposed to draught, for instance, while those animals hidden in crevices are much more protected. Bezem, Sluiter and van Heerdt (1964) systematically collected data on this subject during five years in many caves in South Limburg. Their observations revealed significant differences in behaviour between the various species, as to the choice of more or less exposed positions. However, Bezem c. s. did not study this behaviour in relation with the cave area occupied. Our observations lead to some statements about this relation.

In order to work out our observations we adopted the code, used by Bezem c. s., which distinguishes between 29 positions. These authors grouped the positions in three categories, viz. 'exposed', 'moderately protected' and 'highly protected'. The data resulting from our investigations are arranged in the same way in table 7. In each zone and in each category of protection, all the positions in which bats were found throughout the season were included. Animals which were found in two or more subsequent visits at the same place, were counted only once. The data from the cave zones B and C were taken together.

The lower two lines of table 7, containing the observations for all bats together, show that animals hanging freely in the corridors ('exposed') are more frequent in

Table 7

Positions of bats observed in the Geulhemergroeve in the winter of 1963/64, pooled into three categories of protection, according to Bezem, Sluiter and van Heerdt (1964)

Entrance area (zone A) and back parts of the cave (zones B and C) are distinguished

Species	Cave area	„Exposed“	„Moderately protected“	„Highly protected“	Sum
B. barbastellus	A	—	—	2	2
	B+C	—	—	—	—
Plecotus spec.	A	—	2	1	3
	B+C	—	—	—	—
M. nattereri	A	—	—	13	13
	B+C	—	—	—	—
M. daubentonii	A	5	7	74	86
	B+C	3	—	23	26
M. mystacinus	A	21	20	43	84
	B+C	7	3	4	14
M. myotis	A	6	1	5	12
	B+C	20	2	—	22
M. dasycneme	A	5	7	25	37
	B+C	14	1	12	27
R. hipposideros	A	—	—	—	—
	B+C	9	3	—	12
M. emarginatus	A	—	—	—	—
	B+C	10	4	—	14
species together	A	37	37	173	247
	B+C	63	13	39	112

the back parts of the cave, while highly protected positions are abundant in the entrance area. As shown by the data worked out per species, this phenomenon is caused in the first place by differences in specific composition of the bat populations of zone A and B+C. *Barbastella, Plecotus* and *M. nattereri,* encountered exclusively in the front parts, were never found in exposed positions, while *R. hipposideros* and *M. emarginatus* nearly always hung freely from the roof in the rear of the cave. Secondly, however, the more common "migrating species" tend to hang freely in the rear of the cave and to prefer protected positions near the entrances. This is clearly

Table 8

Relative frequency of highly protected positions in the cave zones A and B+C

In the right column the frequencies calculated by Bezem, Sluiter and van Heerdt (1964, table 17) are entered

Species	zone A	zone B+C	whole cave	data Bezem c. s.
M. nattereri	1.00	—	1.00	0.75
M. daubentonii	0.86	0.88	0.87	0.58
M. dasycneme	0.67	0.44	0.58	0.42
M. mystacinus	0.51	0.29	0.48	0.41
M. myotis	0.42	0.00	0.15	0.14
M. emarginatus	—	0.00	0.00	0.10
R. hipposideros	—	0.00	0.00	0.00

expressed in table 8, giving the relative frequency of the highly protected positions in both cave areas (A and B+C) and in the whole cave. The frequencies calculated by Bezem c. s. for a large number of caves together are likewise reproduced in this table. The specific sequence in the relative frequency of highly protected positions is shown to be the same in the data resulting from both investigations. Evidently, we may conclude without statistical treatment that real specific differences in behaviour are responsible. Highly protected positions are more frequent in our investigation than in the counts made by the Utrecht group. This is presumably due to more intense searching.

Ambient temperatures

In order to get precise information about the microclimatological circumstances to which the bats are exposed during hibernation, measurements of the air temperature near the animals were taken electrically. This was done every second day of the visits to the Geulhemergroeve (except in the March and May visits). The device used has been described by Punt and Parma (1964). The present paper is only a preliminary attempt to study these conditions in detail in South Limburg caves. In future, the investigations will probably be extended to measurements of wind velocity and humidity at the bats' locations.

In table 9, the average air temperatures near the locations of the hibernating bats are shown. In October, most animals were hanging in air of slightly more than 10° C. In the course of the winter, the average air temperatures gradually fell to about 6° C for most species. This phenomenon is in direct relation to the "internal migration" described in chapter 3: In October many bats are found in the rear of the excavation, where the air temperature is very stable at about 10.5° C; in the course of the hibernating season, however, this part of the cave is abandoned by the majority, and the much cooler entrance sections become populated. The tendency in the entrance sections to hide away in crevices, discussed above, is not related to temperature: in such crevices, temperature fluctuation may be less than in the exposed hibernating positions, but our observations did not show any significant absolute difference in temperature.

The slight decline in average air temperatures at the locations of Lesser Horseshoe Bats and *M. emarginatus* is not a result of "internal migration" but of a slight

Table 9

Air temperatures at the hibernating locations

(in ° C)

Species	Average air temperature per visit								
	20. X.	17. XI.	15. XII.	4. I.	6. II.	3. IV.	Mean	Range	Range (Kowalski, 1953)
B. barbastellus	—	—	(0)	—	—	—	(0)		0 — 4
Plecotus spec.	—	—	5.2	(0)	5.3	—	3.5	(0) — 5.3	0 — 7
M. nattereri	—	—	6.4	6.8	5.9	5.6	6.2	3.3 — 8.1	
M. mystacinus	10.1	8.9	6.6	5.9	6.2	6.2	6.8	(0) — 10.3	2 — 4
M. daubentonii	9.2	8.9	7.0	6.8	6.5	6.4	7.2	2.2 — 10.4	
M. dasycneme	10.2	9.4	8.5	7.0	6.4	5.6	7.5	3.7 — 10.6	
M. myotis	10.2	10.2	8.4	8.5	7.5	6.5	8.5	3.7 — 10.6	2 — 7
R. hipposideros	10.4	9.7	8.2	8,3	7.9	7.5	8.4	6.4 — 10.4	6 — 7
M. emarginatus	10.3	9.9	9.7	9.5	9.5	9.4	9.5	8.1 — 10.4	7 — 8

influence of outside conditions on the air temperature in the transitional sections (III, VI) of the Geulhemergroeve.

In table 9, averages of ambient temperatures are also given for the whole season. These figures can of course never represent specific preference temperatures, because such different data as obtained in October and April, for instance, are included. Still they give an impression of specific differences in behaviour as to the choice of colder or warmer parts of the cave. When comparing our results to the data given by KOWALSKI (1953) concerning bats hibernating in Polish caves, we see an obvious resemblance in the specific order. Presumably, real specific differences in the selection of hibernating locations are responsible.

6. Length of the hibernation period

In a comparison of the bat species as to several aspects of their hibernating behavior in winter quarters it seemed useful to get an idea of the amount of time the animals spend in the caves. It is impossible to collect exact data about the duration of the whole hibernation period by means of the sample investigations in South Limburg: individuals cannot be followed during a whole season from their first entering the cave until the day they leave for the summer habitats.

The only way to obtain information in this matter was for us to trace in the literature and in working reports — as far as these deal with the South Limburg bat populations — for each species the earliest date of observation in a cave in autumn, and the latest date in spring. The number of days between these two dates is by no means an estimation of the average hibernating period, yet it may serve to compare the species. In table 10, the data collected on extremely early and late observations are summarized.

On comparison of table 10 to the specific order in cave area selection given in chapter 3, the rough conclusion may be drawn that those species which were found to prefer outer regions of the cave *(Barbastella, Plecotus* and *M. nattereri)* generally tend to have a short stay in the caves in the middle of the winter, while species like *R. hipposideros* and *M. emarginatus*, hibernating in the rear of the caves, may enter them in early autumn and do not leave before spring, the Lesser Horseshoe Bat leaving considerably earlier than *M. emarginatus*.

Table 10

Earliest and latest observations of bat species in South Limburg limestone caves

Species	Earliest observation		Latest observation		Days
	Date	Cave	Date	Cave	
B. barbastellus	14. XII. 63	Koepelgroeve	8. III. 64	Koepelgroeve	84
Plecotus spec.	4. XI. 63	Barakkengroeve	1. IV. 59	Dolekamer[3]	138
M. nattereri	23. X. 54	Apostelhoeve[1]	6. IV. 56	Apostelhoeve[1]	165
M. mystacinus	9. X. 54	Apostelhoeve[1]	5. V. 64	Geulhemergroeve	208
M. daubentonii	9. X. 54	Apostelhoeve[1]	23. IV. 56	Apostelhoeve[1]	196
M. myotis	9. X. 54	Apostelhoeve[1]	5. V. 64	Geulhemergroeve	208
M. dasycneme	26. IX. 58	Dolekamer[2]	5. V. 64	Geulhemergroeve	221
R. hipposideros	26. IX. 58	Dolekamer[2]	11. V. 56	Apostelhoeve[1]	227
M. emarginatus	9. X. 54	Apostelhoeve[1]	2. VI. 58	Apostelhoeve[4]	236

[1] VAN NIEUWENHOVEN (1956) — [2] BONGERS (unpubl.) — [3] OVERMEER & ROOS (unpubl.) — [4] TER HORST and VAN NIEUWENHOVEN (1958).

7. Discussion

"Internal migration"

The phenomenon of "internal migration", exhibited in our investigation by four bat species in one cave during a single season (see chapter 3), is probably far more common. Outside the Dutch literature incidental indications of the phenomenon have been given for North American species (e. g., *Myotis lucifugus:* GUTHRIE 1933; *M. velifer:* TWENTE, 1955 and *Corynorhinus rafinesquei:* PEARSON c. s., 1952). In various South Limburg caves, with their specifically complex bat populations, such seasonal migration has been observed (VAN NIEUWENHOVEN, 1956; PUNT and VAN NIEUWENHOVEN, 1957; TER HORST and VAN NIEUWENHOVEN, 1958; PUNT and PARMA, 1964; BONGERS, unpubl.).

It is not assumed that the changing distribution of the bats in the cave is caused exclusively by animals which migrate from the rear of the excavation to the entrance parts. The fact is that the population as we observe it is subject to a certain inconstancy in composition. There is a continuous turnover in two directions:

In the first place, exchange of animals takes place with other quarters of hibernation. The literature contains many data on incidental displacements outside the winter quarters (see VAN NIEUWENHOVEN, 1956). By means of banding, several authors (e. g., BELS, 1952; DE WILDE and VAN NIEUWENHOVEN, 1954; MUMFORD, 1958; KRZANOWSKI, 1959) traced a considerable amount of turnover. In these investigations, however, the disturbance inherent in the fixing and reading of the "rings" probably caused overestimation. Also, the increase in number of the population sampled during the winter — in our investigation lasting from October until December — is a result of bats flying in from outside the cave. In other South Limburg caves the largest numbers are counted usually in February and March. This has also been reported of the North American *Myotis lucifugus* (GUTHRIE, 1933; FOLK, 1940).

Secondly, exchange takes place with a "reservoir" *within* the cave: A number of bats, hidden in deep crevices, are unavoidably overlooked. PUNT and VAN NIEUWENHOVEN (1957) traced this reservoir by providing all the bats in the "Flessenberg"-cave with radioactive rings. In several subsequent countings by means of a Geiger-Müller counter, 20 to 45 % of the animals banded were found to hide in invisible locations. Except for these data, based on a small total number of bats, nothing is known about the extent to which turnover takes place to both "invisible reservoirs", one within and the other outside the cave.

The mobility of the population makes the term "internal migration" somewhat speculative. It is not acceptable that all animals accumulating in the entrance areas after December have been hanging in the periphery before: some have arrived directly from outside the cave. This does not imply, however, that the possible causes of the changing distribution cannot be examined. In some of the literature as well as in several unpublished working reports on the subject speculative explanations have been developed, usually favouring microclimatological conditioning of the bat behaviour. We will try to summarize here the possible factors which may be responsible for "internal migration". Arguments will mainly arise from our own investigation in the Geulhemergroeve.

"Internal migration" is a result of changes in habitat selection during the winter. The only environmental conditions inside the cave that regularly modify in the course of the season are climatological. Therefore, it is not illogical to suppose internal migration to be based on responses to climatological circumstances. In respect to these circumstances, the rear of the cave — the area covered by zone C in the Geulhemergroeve — remains constant throughout the year. In entrance areas, on the contrary,

outside conditions modify those within the cave; this influence steadily decreases from the entrance towards the deeper parts. As shown in chapter 2, entrance sections I and II in the Geulhemergroeve undergo a regular alteration in climate. When we assume that it is a response to environmental circumstances which gives rise to internal migration we are bound to conclude that, in early autumn, these conditions in zone A are not suitable for the bats to start hibernation and force them to look for a temporary place deeper in the cave, until winter has improved conditions in zone A and made these preferable to those in zone C.

In the climatology of the caves, three properties can be emphasized: draught, humidity and temperature. Their seasonal changes in zone A, and their likeliness as possible factors to which the bats respond, will be discussed separately.

Circulation in large horizontal static limestone caves has been described in chapter 2. Wind velocity is relatively high in zone A, in summer as well as in winter, and almost zero in the rear of the caves. Thus, the behaviour of the bats — avoiding entrance sections in the beginning of the hibernating season, and preferring them in winter — cannot be related directly to wind velocity. Moreover, any presumed preference for strong air currents would be contradicted by the choice of position of the bats. The so-called protected positions — which are climatologically different from the exposed positions only in respect to wind velocity, are more frequent in zone A than in C (see chapter 5). This points to avoidance of locations exposed to relatively strong air currents. We have not the impression, however, that the bats do avoid draughty corridors — for instance, the tunnel between Geulhemergroeve and Koepelgroeve, where very high wind velocities were common, nearly always harbours several specimens — but when found in such places they are very often well hidden away in crevices. VAN NIEUWENHOVEN (1956) found the same phenomenon in the draughty entrance corridor of the "Apostelhoeve"-cave. A higher rate of evaporation may very well be the disadvantage of exposed positions in entrance sections and other draughty parts of the excavations.

In *humidity* as well as in other climatological respects, zone A changes in the course of the season. Throughout the summer and early autumn a relatively dry warm air current from outside the cave flows in along the roof, while near the floor a damp cold draught goes out. Thus, the upper half of the corridors in A, where nearly all bats will find locations later on in the season, is probably fairly dry in the beginning of the hibernating period. Even the porous limestone and the crevices in it may to some extent have dried out during summer, though no data to affirm this supposition have been collected yet. In winter, however, when the outside temperature is generally below 7° C, and the thermocirculation has turned, fairly saturated air from deeper parts of the cave flows out along the roof through the entrance section. Thus, in zone A, humidity in locations near the roof is low in October and November, and will become at least as high as in the constantly humid rear of the excavation in winter.

In order to relate this to the changing bat distribution, we might suppose that a tendency to avoid dry surroundings — the disadvantage of which may be the increased rate of evaporation again — could force the animals to concentrate in the periphery (zone C) in autumn. But, as far as is known, there is no large difference in humidity between A and C which could be responsible for their preference for zone A in winter.

It has been suggested (PUNT and PARMA, 1964) that a preference for the "condensation zone" which in winter develops in the entrance areas might force the animals to move there. The advantage of hanging in this zone would be that the animals become covered with dew, protecting them from any evaporation and providing a supply of water, to be licked directly after arousal or perhaps even by reflex action in hibernating lethargy as has been incidentally observed in *Myotis emarginatus*. How-

ever, only such individuals as hang free from or against the walls and the ceiling are sometimes found to be covered with pearls of dew. As we saw in chapter 5, many animals hide away especially in zone A. This would seem to contradict a supposed preference for areas with condensation. Indeed, only few — 12 to 17 % — of all the bats present during the winter months are actually covered with dew.

Also in *temperature* zone A is largely influenced by outside conditions, but there is no complete turnover as in humidity: If we leave the extreme entrance part (up to about twenty meters from the entrance) out of account, the area directly behind is shown in chapter 2 to be the coldest part of the cave as well in summer as in winter. The same has been found in the huge excavations of the Pietersberg (VAN SCHAIK, 1942). The periphery of the cave is always warmest, at a constant temperature of about 10 to 11° C. Therefore, an assumed preference for cold areas might be responsible for concentration of the bats in zone A in winter, but would not explain why the animals occupy the warmer areas when entering the cave in October and November. We may readily presume that a low temperature, when not dropping below zero, is advantageous for hibernating bats as body temperature, metabolism, and perhaps even periodical arousal activity (see chapter 4) keep pace with the environmental temperature. Low functional activity requires less dipping into the reserves stored in the body.

Summarizing, we may state that "internal migration" cannot easily be related to responses to any single climatological factor. Reaction to draught is probably limited to a tendency to creep away in crevices in those corridors where there are relatively high wind velocities. In respect to this behaviour, however, considerable specific variations exist, as shown by the investigations of BEZEM, SLUITER and VAN HEERDT (1964). The only hypothesis which could reasonably be defended at present is a combination of presumed responses to temperature and relative humidity:

If "internal migration" — as performed in the larger South Limburg caves at least by the most numerously occurring species, viz. *Myotis mystacinus*, *M. daubentonii*, *M. myotis* and *M. dasycneme* — has anything to do with climatological preferences, we can conceive of, firstly, a tendency to avoid dry circumstances — as are present in available locations in the entrance parts in autumn — forcing the bats to remain for a short time in the rear of the excavation; secondly, a tendency to prefer lower temperatures in the entrance zone in winter, when the reversed thermocirculation has made the important upper half of the corridors in this zone suitable in respect to humidity. This hypothesis is going to be a starting point of future investigations.

There is one aspect in habitat selection of the bats which makes conclusions extremely hypothetical. From his banding investigations, BELS (1952, p. 34) has drawn the following conclusion: "If a bat returns to the caves to hibernate, it chooses by preference the one where it has been hibernating before". The same tendency to return to former hibernating locations is probably active in habitat selection *within* the caves. It has often been observed that the same location is occupied by an animal of the same species in several subsequent hibernating seasons. In the Geulhemergroeve, for instance, a specimen of *Myotis emarginatus* was found hanging in a narrow hole, located about seven hundred meters from the entrance, in five subsequent years (1963—67). Such incidental observations give us amazing impressions of an extraordinarily developed memory in bats.

The tendency to return to formerly occupied locations is probably largely responsible for the high concentration of bats observed in section V of the Geulhemergroeve in the winter of 1963/64 (see table 3). This section had been a really cold entrance area in previous seasons, — also in 1962/63 high concentrations of bats were found there — but had grown warmer by the raising of walls in the entrances in 1963 (see chapter 2). That the bats still preferred this section was at first a rather unexpected

feature. However, one of us continued counting the cave population in January of the years 1965, 1966 and 1967, and observed a steadily continuing depopulation of section V, while the other entrance section (II), where outside influences had not been eliminated, apparently remained attractive to many bats (DAAN, 1967).

Such after-effects of previous habitat selection present a great difficulty in studying the bats' behaviour by means of experimental interference in natural circumstances.

Specific hibernation behaviour

BEZEM, SLUITER and VAN HEERDT (1964) have formulated the important general rule: "The tendency of a (bat) species to penetrate into the interior of the caves increases as the northern boundary of its distribution area shifts to the south." This conclusion was based upon five yearly samples of data concerning several characteristics of hibernating locations, taken during visits in January of subsequent years to a great number of caves in South Limburg.

In a working report describing the investigation in the Geulhemergroeve in 1963/64, we arrived at a similar conclusion. Although our data are based upon a much smaller total number of bats than BEZEM c. s. could study, they cover an entire hibernating season, and therefore have led to some statements about the seasonal changes in penetrating behaviour ("internal migration"). In addition, several other phenomena in hibernating behaviour were discovered to show specific differences which also suggest some relation to the distribution area in Europe. These phenomena are: activity during hibernation (chapter 4), duration of stay in the caves (chapter 6), mean air temperature at the bats' locations and, to a lesser degree, exposedness of the positions (chapter 5). The nine species studied in the Geulhemergroeve have some characteristical sequence in respect to these various features, as is shown in table 11. The exact

Table 11

Survey of several characteristics of the bat species studied

Species	a	b	c	d	e	f
B. barbastellus	entrance areas	—	—	(1.00)	84	5
Plecotus spec.	entrance areas	3.5	—	(1.00)	138	2 (*auritus*)
M. nattereri	entrance areas	6.2	1.00	0.62	165	4
M. mystacinus	migrating from rear to entrances	6.8	0.48	0.57	208	1
M. daubentonii	migrating from rear to entrances	7.2	0.87	0.65	196	3
M. dasycneme	migrating from rear to entrances	7.5	0.58	0.51	208	6
M. myotis	migrating from rear to entrances	8.5	0.15	0.50	221	7
R. hipposideros	rear of cave	8.4	0.00	0.43	227	8
M. emarginatus	rear of cave	9.5	0.00	0.14	236	9

a = Area in the Geulhemergroeve where the bats were mainly found to hibernate. — b = Mean ambient air temperature (from table 9; in °C). — c = Relative frequency of "highly protected positions" (from table 8). — d = Relative frequency of displacements per period of four weeks in winter (from table 5). — e = Number of days between earliest and latest date of observation in South Limburg caves (from table 10). — f = Specific sequence in northward extension of the distribution area in Europe (from BEZEM, SLUITER and VAN HEERDT (1964), amplified for *B. barbastellus* after VAN DEN BRINK [1955]).

data in this table may have little general value, but for reasons of comparison they are quite suitable.

In chapter 5, it has been concluded that the exposed positions occur more frequently, with bats of the "migrating" species, in the rear of the excavation than in the entrance parts. It is therefore not astonishing that the tendency of species to prefer protected positions decreases in general with growing tendency to penetrate further into the cave, roughly in the order *Barbastella barbastellus . . . M. emarginătus. (M. daubentonii* seems to make an exception). Also, it is obvious that the mean air temperature is directly in relation to the area in the cave preferred by the species. Therefore, in table 11, columns a, b and, to a lesser extent, c represent dependent phenomena. Activity during hibernation (d) and length of the hibernating period (e), however, are different characters. Still, these exhibit about the same specific sequence. Finally, comparison with column f where the sequence in northward extension of the distribution areas in Europe is indicated, shows that the relation between characters in a, d, e and f is evident; at least in the four southernmost species, *(M. emarginatus, R. hipposideros, M. myotis* and *M. dasycneme)* which in the South Limburg cave area are not far from their northern boundary.

These relations may be formulated in an extension of the rule of BEZEM, SLUITER and VAN HEERDT:

The tendency of a species to hibernate in the warmest, climatologically most constant rear of the excavations in South Limburg is less as the northern boundary of its distribution area lies more to the north, a shift which is accompanied by an increase in activity during hibernation and by a shorter hibernating period.

The relation of these phenomena leads to the speculation that it is a matter of thermoregulatory adaptation, that determines several aspects in the hibernating behaviour and, on the other hand, limits the distribution of the various species to the north.

Summary

An Investigation in one of the larger artificial Dutch limestone excavations, the "Geulhemergroeve", is reported. This cave can roughly be reckoned to the static horizontal caves. Nine species of bats were found hibernating in the Geulhemergroeve. In their behaviour during the hibernation season these species exhibit variations that have some rough relation to their geographical distribution. Species like *Myotis emarginatus* and *Rhinolophus hipposideros* which reach their northern boundary in the South Limburg area arrive early in the caves, and stay in the warmer back parts of the caves during the whole season. *M. emarginatus* tends to have very long and uninterrupted sleeping periods well into the month of May. The species *M. dasycneme, M. myotis, M. daubentonii* and *M. mystacinus*, of which the geographical distribution reaches farther north, together make up about 80% of the bat population in the cave. They usually arrive in October, November, and occupy the rear of the cave, moving, however, to the colder entrance areas as the winter advances. They tend to prefer exposed positions in the back parts — where climatological fluctuation is very little — and to select more protected positions (crevices etc.) in the entrance areas (perhaps as a reaction to draught). The problem remains how much "trial-and-error" and how much direct preference there is in habitat selection. Concentration of the bats in the entrance areas may very well be the result of a preference for favourable low temperatures. In autumn a low relative humidity in these areas might interfere with this preference, and force the bats to look for a place of temporary stay in the warmer rear of the cave. The relative frequency of displacements is high (0.9 per period of four weeks) in this zone (probably as a consequence of a higher frequency of arousal, in relation with higher environmental and body temperature and metabolic activity), but decreases as soon as the bats assemble in the colder entrance sections. At last there are three species, *Barbastella barbastellus, Plecotus* spec. and *Myotis nattereri*, which occur only in very small numbers in the cave of investigation. These were found only in protected positions in the entrance areas. They are supposed to stay shorter in the caves than the other species and to have a somewhat higher rate of arousal and displacement. The described variations in habitat selection within the cave of hibernation seem to depend more or less on thermoregulatory adaptation.

Zusammenfassung

Es wird berichtet über die Fledermäuse in der künstlichen niederländischen Kalkhöhle „Geulhemergroeve". Man kann die Höhle praktisch zu den statischen horizontalen Höhlen rechnen. 9 Fledermaus-Arten überwintern in ihr und zeigen dabei Unterschiede, die in gewisser Beziehung zu ihrer geographischen Allgemeinverbreitung stehen. Arten wie *Myotis emarginatus* und *Rhinolophus hipposideros*, die in Süd-Limburg ihre Nordgrenze erreichen, erscheinen früher in den Höhlen und verweilen während der ganzen Saison in den wärmeren rückwärtigen Teilen der Höhle. *M. emarginatus* neigt zu einer ununterbrochenen Schlafperiode bis in den Mai.

M. dasycneme, M. myotis, M. daubentonii und *M. mystacinus*, deren geographische Verbreitung weiter nach Norden reicht, machen zusammen ca. 80% der Fledermaus-Bevölkerung in dieser Höhle aus. Sie treffen gewöhnlich im Oktober, November ein und besetzen zunächst den inneren Höhlenteil, rücken aber mit fortschreitendem Winter weiter gegen den kälteren Eingang. Sie scheinen in inneren Höhlenteilen — wo nur geringer klimatischer Wechsel stattfindet — im allgemeinen freie, ungeschützte Schlafplätze zu bevorzugen, während man sie in der Eingangsregion meistens in Spalten usw. versteckt findet. Es verbleibt die Frage, wieviel bei der Wahl der Überwinterungsstelle auf Versuch und Irrtum, und wieviel auf direkter Bevorzugung beruht. Die Konzentration der Fledermäuse in der Eingangs-Region könnte sehr wohl auf Bevorzugung der dortigen niedrigen Temperaturen beruhen. Im Herbst mag eine niedrige relative Feuchtigkeit dieser Region einen negativen Einfluß ausüben und die Tiere zwingen, zunächst für vorübergehenden Aufenthalt ins dann noch feuchtere, aber auch wärmere Innere der Höhle zu ziehen, wo dann auch relativ häufig noch ein Platzwechsel vorgenommen wird.

Barbastella, Plecotus und *Myotis nattereri* überwintern in dieser Höhle nur in geringer Zahl, und zwar nur an geschützten Stellen der Eingangs-Region. Es wird angenommen, daß sie sich nur kürzere Zeit in der Höhle aufhalten als die anderen Arten, auch unruhiger sind und zu häufigerem Platzwechsel neigen. Die dargestellten Unterschiede der Platzwahl in der Überwinterungshöhle scheinen mehr oder weniger auf thermoregulatorischer Anpassung zu beruhen.

Literature

Bels, Leo (1952): Fifteen years of bat banding in the Netherlands. Publ. natuurhist. Gen. Limburg **5**, 1—99.

Bezem, J. J., Sluiter, J. W., and Heerdt, P. F. van (1964): Some characteristics of the hibernating locations of various species of bats in South Limburg, I and II. Proc. kon. Ned. Akad. Wet. (C) **67**, 5, 325—350.

Breé, P. J. H. van, and Dulic, B. (1963): Notes on some specimens of the genus *Plecotus* Geoffroy, 1818 (Mammalia, Chiroptera) from the Netherlands. Beaufortia, Amsterdam **10**, 113, 7—18.

Brink, F. H. van den (1955): Zoogdierengids van Europa ten westen van 30° oosterlengte. Elsevier, Amsterdam/Brussel.

Daan, Serge (1967): De Geulhemergroeve — gevolgen van de afsluiting van een mergelgroeve voor het vleermuizenbestand. Natuurhist. Maandbl. **56**, 10, 154—160.

Folk, G. E. (1940): Shift of population among hibernating bats. Jour. Mammal. **21**, 306—315.

Frank, Helmut (1960): Beobachtungen an Fledermäusen in Höhlen der Schwäbischen Alb unter besonderer Berücksichtigung der Mopsfledermaus *(Barbastella barbastellus)*. Bonn. Zool. Beitr. **11**, Sonderheft, 143—149.

Guthrie, M. J. (1963): Notes on the seasonal movements and habits of some cave bats. Jour. Mammal. **14**, 1—19.

Heerdt, P. F. van, en Sluiter, J. W. (1961): Nu 13 soorten vleermuizen in de Zuid-Limburgse Grotten. De Levende Natuur, Arnhem **64**, 71.

Horst, J. Th. ter, en Nieuwenhoven, P. J. van (1958): Onderzoek naar de winterslaap van vleermuizen in de Schenkgroeve te Meerssen (L.). Naturhist. Maandbl., Maastricht **47**, 117—122.

Kowalski, K. (1953): Materiały do rozmieszczenia i ekologii nietoperzy jaskiniowych w Polsce. Fragm. faun. Mus. zool. Pol **6** (21), 541—567 (with a summary in english).

Krzanowski, A. (1959): Some major aspects of population turnover in wintering bats in the cave at Puławy (Poland). Acta Theriol. **3**, 27—42.

Mumford, R. E. (1958): Population turnover in wintering bats in Indiana. Jour. Mammal. **39**, 253—261.

Nieuwenhoven, P. J. van (1956): Ecological observations in a hibernation quarter of cave--dwelling bats in South Limburg. Publ. natuurhist. Gen. Limburg **9**, 1, 1—56.

Pearson, O. P., Koford, M. R., and Pearson, A. K. (1952): Reproduction of the lump-nosed bat *(Corynorhinus rafinesquei)* in California. Jour. Mammal. **33**, 273—320.

PUNT, A., and NIEUWENHOVEN, P. J. VAN (1957): The use of radioactive bands in tracing hibernating bats. Experientia, Basel **13**, 1, 51—54.
PUNT, A., and PARMA, S. (1964): On the hibernation of bats in a marl cave. Publ. natuurhist. Gen. Limburg **13**, 45—59.
ROER, H., und EGSBAEK, W. (1966): Zur Biologie einer skandinavischen Population der Wasserfledermaus *(Myotis daubentonii)* (Chiroptera). Z. Säugetierk. **31**, 6, 440—453.
SCHAIK, D. C. VAN (1942): De temperatuur in de onderaardse gangen van den Sint Pietersberg. Natuurhist. Maandbl., Maastricht **31**, 25—28; 36—39; 51—52; 63—64.
SLUITER, J. W., en P. F. VAN HEERDT (1963): De vleermuizen in de Sibbergroeve. De Levende Natuur, Arnhem **66**, 11, 252—257.
TWENTE, JOHN W. (1955): Some aspects of habitat selection and other behavior of cavern dwelling bats. Ecology **36**, 4, 706—732.
VERSCHUREN, J. (1949): L'activité et les déplacements hivernaux des Cheiroptères en Belgique. Bull. Mus. Hist. nat. Belg. **25**, 3, 1—7.
WIJNGAARDEN, A. VAN (1962): De Grijze Grootoorvleermuis, *Plecotus austriacus* (Fischer), in Nederland gevonden. Lutra **4**, 2, 20—21.
WIJNGAARDEN, A. VAN (1967): Over de luchtcirculatie in ondergrondse kalksteengroeven in Zuid Limburg. Publ. natuurhist. Gen. Limburg (in press).
WILDE, J. DE, NIEUWENHOVEN, P. J. VAN (1954): Waarnemingen betreffende de winterslaap van vleermuizen. Publ. natuurhist. Gen. Limburg **7**, 51—83.

Author's addresses: Drs. SERGE DAAN, Singel 404, Amsterdam, The Netherlands, and Drs. H. J. WICHERS, Boslaan 36, Bloemendaal, The Netherlands

Gefangenschaftsbeobachtungen an Zwergfledermäusen

Verfasser hatte Gelegenheit, eine größere Zahl von Zwergfledermäusen, *Pipistrellus p. pipistrellus* (Schreber, 1774) über einen längeren Zeitraum in Gefangenschaft zu halten. Es handelte sich um 47 Tiere, die Anfang März aus dem Winterquartier in einer Kirche geborgen wurden, weil das Bauwerk renoviert werden sollte. Dabei wurde der Mauerspalt verputzt, in dem die Tiere gesessen hatten. Nach Abschluß der Bauarbeiten wurden die Fledermäuse wieder freigelassen, um sich in den umliegenden ausgedehnten Klosteranlagen ein neues Quartier zu suchen.

Die Tiere setzten bis Anfang April bei entsprechenden Temperaturen ihren Winterschlaf fort und wurden dann vier Monate lang in Gefangenschaft gepflegt und von Hand ernährt. Es waren 13 ♀♀ und 34 ♂♂. Diese Zahl spiegelt aber nicht das natürliche Geschlechterverhältnis wider; denn es konnten in dem etwa 75 cm tiefen, stark zerklüfteten Mauerspalt nicht alle Exemplare gefangen werden. Außerdem hatte ein Teil der ♀♀ das Winterquartier wahrscheinlich schon verlassen.

Die Fledermäuse waren während ihrer Gefangenschaft verschiedenen natürlichen, gefangenschaftsbedingten und zu Versuchszwecken vorgenommenen Belastungsproben ausgesetzt. Diese forderten folgende Opfer: 1 ♂ erwachte nicht aus dem Winterschlaf. 1 ♂ war so geschwächt, daß es trotz Aufnahme der angebotenen Mehlwürmer nach 48 Stunden starb. 1 ♂ verweigerte beharrlich die angebotene Nahrung und war nach 3 Tagen tot. 2 ♂♂ starben, nachdem versuchsweise 6 Tage lang die Luftfeuchtigkeit herabgesetzt und das Trinkwasser entzogen war. 2 ♂♂ verendeten unter typischen Vergiftungssymptomen, als der Holzkasten, der den Tieren als Unterkunft diente, gegen Ektoparasiten mit einem Kontaktinsektizid ausgestäubt wurde. Diese „Versuchsbedingung" war nicht vorgesehen; denn der Kasten wurde anschließend gelüftet, und die Tiere kamen erst nach 24 Stunden wieder hinein. 2 ♂♂ starben ohne erkennbare Ursache.

Die Gesamtverluste betrugen demnach 9 Tiere, und zwar sämtlich männlichen Geschlechts. Die Zahl ist zu gering, um hieraus allgemeingültige Schlüsse zu ziehen. Trotzdem scheint folgende Aussage gerechtfertigt: Männliche Zwergfledermäuse sind konstitutionsschwächer als die weiblichen Tiere; denn sie reagieren eher und empfindlicher auf Stress-Situationen.

Diese Annahme wird durch folgende Beobachtungen bestätigt: Männliche Fledermäuse bleiben in Gewicht und Größe deutlich hinter den ♀♀ zurück (Haagen und Arnold, 1955; Bauer, 1960; Grummt und Haensel, 1966). Besonders bei den widerstandsfähigeren Fledermausarten treffen die ♂♂ früher in den Winterquartieren ein als die ♀♀ und fliegen später aus (Bauer und Steiner, 1960; Haensel, von Knorre und Wohlfarth, 1963). Schnetter (1960) spricht auf Grund seiner Untersuchungen an Langflügelfledermäusen die Vermutung aus, daß die ♀♀ älter werden als die ♂♂.

Zusammenfassung

Es wird über Beobachtungen an in Gefangenschaft gehaltenen Zwergfledermäusen berichtet. Danach scheinen die männlichen Tiere konstitutionsschwächer zu sein als die ♀♀, denn sie gehen bei körperlichen Belastungen schneller zugrunde.

Literatur

Bauer, K. (1960): Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes. Bonn. zool. Beitr. **11**, 141—344.

Bauer, K., und Steiner, H. (1960): Beringungsergebnisse an der Langflügelfledermaus *(Miniopperus schreibersi)* in Österreich. Bonn. zool. Beitr. **11**, 36—53.

Grummt, W., und Haensel, J. (1966): Zum Problem der „Invasionen" von Zwergfledermäusen, *Pipistrellus p. pipistrellus* (Schreber, 1774). Z. Säugetierkunde **31**, 382—390.

Haagen, G., und Arnold, J. (1955): Zur Überwinterung von *Pipistrellus p. pipistrellus* (Schreber, 1774). Säugetierk. Mitt. III, 122.

Haensel, J., Knorre, D. von, und Wohlfarth, K. (1963): Beobachtungen und Beringungsergebnisse an Fledermäusen des Saale—Ilm-Gebietes in Thüringen, 1959—1962. Mitt. Zool. Mus. Berlin **39**, 351—360.

Schnetter, W. (1960): Beringungsergebnisse an der Langflügelfledermaus *(Miniopterus schreibersi* Kuhl) im Kaiserstuhl. Bonn. zool. Beitr. **11**, 150—165.

Dr. med. vet. Götz Ruempler, Rheine/Westf.

Beobachtungen am Kleinen Grison, *Galictis (Grisonella) cuja* (Molina)[1]

Von Gerti Dücker

Eingang des Ms. 14. 10. 1967

Die südamerikanischen Mustelidenarten bilden eine ethologisch bislang noch wenig untersuchte Gruppe (vgl. Goethe 1964). Einige Beobachtungen über *Galictis (Grison) vittata canaster* (Dalquest and Roberts 1951, Kaufmann and Kaufmann 1965) sind noch recht unvollständig. Über eine nahe verwandte Art, *Galictis (Grisonella) cuja (= furax)* sind wir fast gar nicht unterrichtet. Es ist deshalb wohl sinnvoll, einige Beob-

[1] Herrn Prof. Dr. Tohru Uchida, Tokyo, zum 70. Geburtstag gewidmet.

achtungen über diese Art mitzuteilen, die sich vor allem auf das Verhalten beim Baden, bei der Körperpflege, auf das Spielverhalten und das Verhalten gegenüber Nahrung beziehen.

Bei dem von mir beobachteten Tier handelte es sich um ein adultes Weibchen, das aus Rio de Janeiro bezogen wurde. Es wurde mir 1959 freundlicherweise von Herrn Dr. HEINEMANN, dem ehemaligen Direktor des Zoologischen Gartens zu Münster zur Verfügung gestellt, dem dafür an dieser Stelle gedankt sei. Der Fundort war nicht bekannt.

Beim Einfangen äußerte *Grisonella* scharf und gellend ausgestoßene Angst- und Drohlaute, die dem Drohschrei mancher Musteliden, speziell von *Mustela nivalis* (tscheck) und *Mustela erminea* (tjeck) (GOETHE 1964) und mancher Viverriden *(Herpestes edwardsi, Suricata suricatta, Mungos mungo:* DÜCKER 1957, 1962, 1964) entsprachen. Der Drohschrei, dem ein starkes Prusten eingeschaltet war, wurde später nicht wieder gehört. Im neuen Käfig lief das Tier zunächst erregt umher unter stetem, hohem Keckern, wobei es seine Analdrüsen entleerte (in Erregung entsprechendes Verhalten bei *Mustela nivalis).* Es schlüpfte dann in die Schlafkiste und untersuchte anschließend den ganzen Käfig. Nach 20 Minuten nahm es bereits Futter an und erwies sich mir gegenüber bald als völlig zahm. Es drängte der Hand entgegen, rieb sich daran und suchte auch in der Folgezeit Kontakt. Sobald ich den Raum betrat, lief *Grisonella* unter kekeke-Rufen am Gitter entlang. Beachtete ich das Tier nicht, so wurden die Rufe lauter und fordernder, höher und schneller. Diese Laute sind etwa den Bettellauten von *Meles* vergleichbar.

Körperpflege

Das Baden, das offenbar viele Musteliden ausführen (GOETHE 1964), war bei *Grisonella* täglich zu beobachten. Bereits beim Trinken nahm das Tier häufig ein Kopfbad. Dabei stand es mit den Vorderbeinen im Wasser und tauchte den Kopf unter Stirndrehung zum Schalenboden ein. Ähnliches beobachtete HERTER 1953, 1954 sowie auch ich selbst beim Edelmarder. Nach dem Baden schüttelte das Tier stets den Kopf oder den gesamten Körper und rieb den Kopf trocken. Auch ein Nasenbad konnte ich wiederholt beobachten, bei dem *Grisonella* Wasser und Luft hochprustete. Ähnliches wird von *Meles* und *Galictis vittata canaster* beschrieben (DALQUEST and ROBERTS 1951). Es wurde als Mittel gedeutet, durch Befeuchten der Nasenschleimhaut die Geruchsleistung zu verbessern (KRUMBIEGEL 1954, 1955). In einem größeren Gefäß (45 × 35 cm, 10 cm hoch) streckte *Grisonella* den Kopf gerade vor, tauchte mit dem Vorderkörper unter und schob dann den Leib in dieser Weise durch die Wasserschale. Dabei standen die Vorderbeine im Wasser, die Hinterbeine auf dem Käfigboden. Oft lag das Tier auch vor der Schale und plantschte mit den Vor-



Abb. 1. Bespritzen der Bauchfläche durch alternierende Scharrbewegungen mit den Vorderbeinen

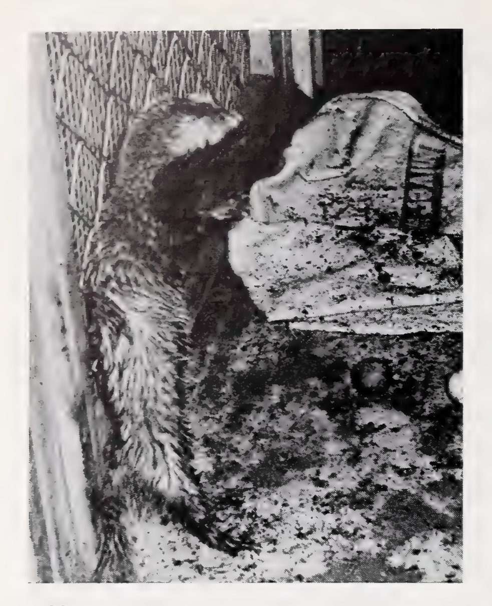


Abb. 2. Trockenreiben des Rückens am Käfiggitter

derpfoten im Wasser. In einem Wassergefäß, vor dem sie lagen oder standen, plantschten auch *Galictis vittata canaster* mit den Vorderpfoten Wasser gegen den Körper, bis das Gefäß leer war (Kaufmann 1965). Diesem Teilbad, das oft wiederholt werden konnte, schloß sich häufig ein Vollbad an. Die Badeprozedur konnte aber auch gleich mit einem Vollbad beginnen. *Grisonella* stand dabei zunächst mit gestreckten Vorder- und Hinterbeinen in der Wasserschale. Mit den Vorderbeinen führte sie dann alternierende Scharrbewegungen im Wasser aus und bespritzte dadurch die Bauchfläche (Abb. 1), bei sehr heftiger Bewegung aber auch größere Partien des Körpers. Gelegentlich ging sie dabei wie beim Scharren im Sand rückwärts. Sie watete auch wohl einige Male durch die Schale, dabei den Kopf unter Wasser durchschiebend. Anschließend legte sie sich meist flach nieder und brachte so einen großen Teil des Körpers mit dem Wasser in Berührung. Schon während des Badens kratzte sich das Tier mit den Hinterbeinen an Flanken, Hals, Kinn und Kopfplatte und reinigte gelegentlich auch die Analregion. Es waren also stets Körperpflegehandlungen im Wasser stehend eingeschaltet und zwar in besonders starkem Maße, wenn das Wasser von Torfteilchen beschmutzt war. Komfortbewegungen führte *Grisonella* auch nach dem Bade durch. Sie schüttelte sich, rieb sich trocken und putzte den Körper. Als erste Handlung trat immer das Schütteln auf. Das Trockenreiben konnte von Säuberungsaktionen unterbrochen werden, oft bildeten diese aber auch den Abschluß. Ähnlich wie bei den von Herter (1953, 1954) und mir (unveröff.) beobachteten Mardern versuchte *Grisonella,* sich an allen möglichen Gegenständen trocken zu reiben, auf dem Boden, auf Papier, an der Schlafkistenwand, am Käfiggitter, besonders gern und intensiv auf einem Lappen, am Kittel oder an meinem nackten Arm. Dabei versuchte sie, möglichst alle Körperpartien zu reiben: Bauch, Rücken, Körperseiten, Kopf. Auf einem Lappen z. B. lag der Körper in ganzer Länge der Unterlage auf. Die Hinterpfoten stemmten dann den Körper vorwärts. Der Kopf wurde mit Stirndrehung zum Boden auf dem Lappen seitlich hin und her bewegt, Kinn und Halsseiten über die Unterlage geschoben. Den Rücken trocknete das Tier dadurch, daß es sich wälzte oder aber sich am Käfiggitter oder der Schlafkistenwand aufrichtete und mit dem Rücken an diesen Flächen entlang scheuerte (Abb. 2). Gern schlüpfte es nach dem Bade auch in Tuchfalten ein oder unter ein Tuch und bewegte sich darunter einher. Manchmal nahm es unmittelbar nach dem Trockenreiben wieder ein Bad, spritzte dabei stark umher, so daß das Baden oft auch Spielcharakter zeigte, vor allem dann, wenn spielerisches Umherrennen oder gar Kampfspiele eingeschaltet waren.

Das Putzen des Körpers verlief während des Badens und ebenso im Anschluß daran wenig systematisch. Es erschöpfte sich im allgemeinen darin, daß Flanken, Hals und Kopfplatte mit den Hinterfüßen bearbeitet wurden, gelegentlich auch Schwanz und Analpartie gereinigt wurden. Gründlich putzte *Grisonella* den Körper, oft unabhängig vom Bade, meist in der Schlafkiste. Daß das Putzen bei kleineren Mustelidenarten stark an das Nest gebunden ist, gab auch Goethe (1964) an. Die Reihenfolge der Putzhand-

lungen war keineswegs immer gleich. Infolge der großen Beweglichkeit des langen geschmeidigen Leibes konnte das Tier nahezu alle Körperteile erreichen. Dabei wurden die verschiedensten Stellungen eingenommen. Intensiv kratzte *Grisonella* sich mit der jeweils freien Hinterextremität Ohr, Hinterkopf, Hals, Flanken und erreichbare Partien des Rückens. Der Schwanz wurde mit den Vorderpfoten bearbeitet. Dabei lag das Tier zum Halbkreis gebogen mit nach vorn geschlagenem Schwanz. Auch den Unterbauch und die unterseitige Schwanzwurzel reinigte es z. T. mit den Vorderbeinen, meist auf dem Rücken liegend, wobei dann der Hinterkörper angehoben und den arbeitenden Vorderbeinen entgegengebogen wurde. In ähnlicher Weise wurde auch die Anal- und Genitalregion gesäubert. Im letzten Falle wurde auch der Vorderkörper der Analregion genähert. *Grisonella* konnte sich in der Rückenlage soweit vorbiegen, daß auch noch Teile des gerade nach hinten weggestreckten Schwanzes mit dem Munde erreicht wurden. Beim Beknabbern und Belecken der Genitalregion zog sie mit den Vorderpfoten diese Partien seitlich straff. Bauch, Schwanz, Extremitäten wurden mit den Zähnen durchgewalkt, die Vorderextremitäten entweder stehend oder in Bauch- oder Rückenlage, die Hinterextremitäten in zum Halbkreis gekrümmter Seitenlage oder indem im Stand ein Hinterbein angehoben nach vorn gestreckt wurde und sich der Vorderkörper unter Seitwärts-Hintenwendung ihm entgegenbog. In gekrümmter Seitenlage kratzte *Grisonella* beim Beknabbern des oberseits liegenden Hinterbeins dieses gelegentlich auch mit dem gleichseitigen Vorderbein. Überraschend war überhaupt die starke Verwendung der Vorderextremität, wie sie in diesem Maße für andere Musteliden kaum angegeben wird. Gelegentlich kratzen sich auch *Martes* und *Lutra* mit einem Vorderbein. *Mustela nivalis* bearbeitet auf dem Rücken liegend den Pelz mit den Vorderfüßen, die es zuvor mit Speichel befeuchtet. Letzteres tut *Grisonella* nicht. Sie befeuchtete sich aber wiederholt mit den zuvor in eine Wasserschale eingetauchten Vorderfüßen Rücken und Flanken. Synchrones Putzen von Kopf und Hals mit beiden Vorderpfoten wie es von *Mephitis* bekannt ist, von mir aber auch bei einem Baummarder nach dem Bade beobachtet wurde, konnte ich nicht feststellen. Durch die Nahrungsaufnahme beschmutzte Gesichtspartien reinigte *Grisonella* ähnlich wie die meisten Musteliden durch Abstreifen der Kopfseiten und des Kinns an einer Unterlage. Die Lippen wurden ausgiebig beleckt.

Spiele

Der Spieltrieb war selbst bei diesem adulten Tier noch außerordentlich stark, und es war jederzeit leicht, das Tier durch Aufforderung in Spielstimmung zu versetzen. Entsprechendes berichten Dalquest and Roberts 1951 von *Galictis vittata canaster*. Relativ gering ausgeprägt war das Spiel mit toten Gegenständen. Es erschöpfte sich weitgehend darin, daß *Grisonella* einen Lappen wie ein Stück Beute behandelte, an ihm zerrte und ihn hochschleuderte. Rollende Körper wie z. B. Bälle wurden gelegentlich mit der Schnauze, seltener mit einer Vorderpfote angestoßen. Dann lief das Tier hinter ihnen her, doch erlosch das Interesse gewöhnlich bald. Iltisse und Marder spielen offenbar sehr viel intensiver mit toten Gegenständen (vgl. Herter 1953, 1954, 1959; entsprechende eigene Beobachtungen). Von mir selbst bewegte Gegenstände, z. B. an einer Schnur bewegte Federbüschel oder Kugeln, wirkten stärker anregend und konnten *Grisonella* zu ausdauerndem Spiel veranlassen. Dabei traten viele Bewegungsweisen auf, die auch für das Beutespiel charakteristisch sind.

Die zumindest von diesem Tier vornehmlich bevorzugten Spielarten lassen sich im wesentlichen in folgende Kategorien einordnen, wobei aber auch Überschneidungen auftraten: Beutespiele, Kampfspiele, Versteck- und Höhlenverteidigungsspiele.

Beutespiele. Dem Töten von Mäusen ging häufig ein Spiel mit der lebenden Beute voran. Die Dauer des Spiels war wohl zum Teil abhängig vom Hungerzustand des

Tieres (von 4 Minuten bis zu 45 Minuten dauernd), doch wurde auch gespielt, wenn eine Maus die erste gebotene Nahrung am Tag war. Bot ich z. B. Fleischstückchen während eines solchen Spiels, so ließ *Grisonella* von der Beute ab, fraß zunächst und wandte sich dann wieder dem Spiel mit der Beute zu. Wieweit dieses Spiel durch Stauung der zu wenig abreagierten Beutefangstimmung ausgelöst wurde, ist schwer zu beurteilen. Bei einem erwachsenen wildlebenden Tier scheint ein solches Spiel wenig sinnvoll. Aber auch Katzen spielen im Übermaß der aufgestauten Fangstimmung mit lebender Beute (vgl. Stauungsspiel, Leyhausen 1956). Das Spiel mit der lebenden Beute war recht variabel. Im einfachsten Falle verfolgte *Grisonella* die Maus, faßte sie mit der Schnauze, ohne sie zu verletzen und schleuderte sie zur Seite, in die Höhe oder auch nach hinten über den Rücken hinweg. Im letzteren Falle folgte eine schnelle Körperwendung, die Maus wurde wieder verfolgt, gefaßt, schließlich in die Schlafkiste eingetragen und dort getötet (vgl. Tötungsbiß und Fressen). In einer solchen kurzen Abfolge mag das Spiel noch am ehesten der echten Beutefanghandlung entsprechen. Zumeist wiederholte sich die eben beschriebene Handlung aber viele Male. Nicht selten versteckte *Grisonella* die unverletzte, in die Schlafkiste eingetragene Maus unter der Schlafdecke, suchte dann im Käfig umher, kehrte zur Schlafkiste zurück, holte die Maus unter der Decke hervor, schleuderte sie hoch und begann erneut den Verfolgungslauf mit vorsichtigem Zubeißen, abermaligem Hoch- oder Seitwärtsschleudern usw. Bei starker Erregung scharrte sie, den Verfolgungslauf kurz unterbrechend, alternierend mit beiden Vorderpfoten. Das geschah gelegentlich auch mit den Hinterpfoten, vor allem dann, wenn die Maus in ein Versteck geschlüpft und dadurch schwer erreichbar war. Meist ging *Grisonella* dabei rückwärts und stieß pff-Laute aus (vgl. Verhalten bei zunehmender Erregung beim Kampfspiel). Während des Spiels nahm sie unmittelbar vor der Beute die „Downstellung" ein, von der Goethe (1964) bei Musteliden offenläßt, ob es sich um eine „Ausruhlage mit gleichzeitiger Bereitschaftsfunktion nach dem Kampfspiel oder nach erregendem Beutefang oder um eine Signalfunktion" (die ja nur für den Artgenossen Bedeutung hätte) handelt. Das gleiche Verhalten bei *Galictis vittata canaster* wird von Dalquest and Roberts (1951) sowie Kaufmann and Kaufmann (1965) als "fighting posture" bezeichnet.

Wie weitgehend die Beute zum Spielobjekt werden konnte, zeigten vor allem Fälle, in denen lang andauernd gespielt wurde, das Töten der Beute nach Abklingen der Spielstimmung aber unterblieb. In solchen Fällen traten im Spiel die meisten Variationen auf. Dabei wurde die Maus z. B. im Rückwärtsgang am Schwanz durch den Käfig gezogen, dann wieder freigelassen. Lief sie zufällig unter ein Tuch, so fuhr *Grisonella* an verschiedenen Stellen mit der Schnauze darunter oder schlüpfte ganz unter, zog oder schob die unter dem Tuch hervorstrebende Maus mit Schnauze oder Pfoten wieder zurück, lag in Lauerstellung flach auf dem Bauch vor dem Tuch, tastete es von oben mit den Pfoten ab, holte endlich die Maus mit der Schnauze hervor und brachte sie gewöhnlich in die Schlafkiste. Dort oder auch frei im Käfig spielte sie dann weiter. Als Spielhandlungen traten dabei folgende Phasen auf (zusammengefaßt aus einer Serie von Protokollen).

1. Halten der Maus mit den Vorderpfoten. Dabei lag *Grisonella* auf der Seite oder dem Rücken und rollte die Maus zwischen den Pfoten hin und her, beknabberte sie sanft oder wälzte sich mit ihr. Gelegentlich rollte sie auch in Seitenlage den Körper zusammen und bettete die Maus am Bauch in der Körpermulde, schlang also gewissermaßen den Körper um das lebende Spielobjekt herum. Herter (1954) gab für einen jungen Marder an, daß er ein totes Kücken auf dem Rücken liegend gepackt hielt und mit ihm „schmuste". Ein ähnliches Verhalten beobachtete ich verschiedenen Spielgegenständen gegenüber (Bürste, Torfklumpen, Federball) bei einem erwachsenen weiblichen Baummarder. Ein weiblicher Mungo pflegte besonders beliebte Spielbeute wie eine Puppe in die Arme zu nehmen und mit Schnauze und Pfoten hin und her zu wenden

(Rensch und Dücker 1959). 2. Freilassen der Maus und Auf-den-Rücken-Werfen vor dem Spielobjekt. Aus der Rückenlage angelte *Grisonella* dann mit einer Vorderpfote oder der Schnauze nach der in der Nähe sitzenden Maus und schob sie manchmal auch unter die Schlafdecke. 3. Freilassen, Zupacken mit der Schnauze und Hochschleudern, in der Schlafkiste oftmals über den Schlafkistenrand hinweg. *Grisonella* versuchte dann, sich aufrichtend, über den Rand hinweg die Maus zu erhaschen. Lief diese um die Kiste herum, so drehte sich *Grisonella,* die Hinterbeine auf dem Kastenboden belassend, auf dem oberen Kastenrand mit oder überkletterte diesen und lief der Maus nach. Gelegentlich wendete sie auch plötzlich um 180° und lief der Maus nun von der anderen Seite entgegen. Ein ähnliches Verhalten zeigen manche Viverriden bei Flucht- und Versteckspielen, wenn sie mit Artgenossen spielen (Dücker 1962, 1965, Rensch und Dücker 1959) und die Rollen von Verfolger und Verfolgtem getauscht werden. Ein Rollentausch ist auch von anderen Musteliden bekannt (Goethe 1964). Die Maus wird bei einem derartigen Spiel offenbar als Spielkumpan betrachtet. Plötzliche Kehrtwendung und Entgegenlaufen zeigte auch ein Dachs beim Spiel mit dem Menschen beim Rennen um einen Baum herum (Eibl-Eibesfeldt 1950).

Zu den Jagd- oder Beutespielen darf auch wohl das Beknabbern von Gegenständen gerechnet werden. So kaute *Grisonella* zum Beispiel gerne auf dem Rücken liegend an den Fingern des Pflegers herum (Abb. 3) oder beknabberte Spielgegenstände wie vor allem Lappen oder einen Federball, wobei sie diese mit den Hinterbeinen oder mit allen vier Extremitäten hielt. In ähnlicher Weise spielte unser Marder mit Torfklumpen und einem Lappen. Eibl-Eibesfeldt (1950) beschreibt dieses Verhalten für Dachse. Es scheint also für Musteliden typisch zu sein.

Kampfspiele. Da ein adäquater Spielpartner fehlte, beim Kampfspiel der Partner aber immer in einer Gegenrolle auftreten muß, wurde der Mensch zum Spielgenossen. Angriffsziel war meine Hand, die mit dem Tier spielte. Das Spiel konnte jederzeit von mir durch plötzliches Zufassen oder durch Handbewegungen ausgelöst werden. Andererseits forderte aber *Grisonella* häufig selbst zum Spiel auf. Die Aufforderungsbewegungen zeigten Komponenten wie sie auch bei anderen Carnivoren (z. B. manchen Musteliden und Viverriden) beim Spiel untereinander und mit dem Menschen vorkommen. *Grisonella* lief in kleinen Sprüngen auf die Hände zu, hielt dann kurz vorher an und wartete scheinbar darauf, daß die Hände zugriffen. Spielten diese nicht mit, so machte sie einen kleinen Sprung rückwärts, lief in kleinen Sätzen durch den Käfig und erneut auf die Hände zu. Griffen diese zu, so entwandt sie sich mit schlängelnden Bewegungen und lief erneut durch den Käfig. Blieben die Hände aber ruhig, so forderte *Grisonella* durch zartes Beknabbern, bei stärkerer Spielerregung durch einen plötzlichen Zubiß oder wiederholtes Entlangstreifen mit dem Körper an den Händen oder Anspringen mit Biß zum Spiel auf. Blieb die Hand zur Faust geschlossen, so wurden die Aufforderungsbewegungen heftiger. Unter Keckern versuchte *Grisonella* die Hand durch Schatten mit



Abb. 3. Spielknabbern an den Fingern des Pflegers



Abb. 4. Kampfspiel. *Grisonella* umklammert die Hand und beißt zu

den Vorderbeinen zu öffnen. Sobald die Hand mitspielte, wechselten Angriffs-, Flucht- und Verteidigungskomponenten in schneller Folge. *Grisonella* sprang die Hand aus kurzer Entfernung an, umklammerte sie mit den Vorderbeinen und biß gleichzeitig (Abb. 4) zu, oder sie rollte den Körper ganz um die Hand und biß dabei zart zu. Nach kurzem Spielbeißen lief das Tier dann im Fluchtgalopp davon und startete einen neuen Angriff. Die gewöhnlich langsamen Bewegungen wurden mit sich steigender Spielerregung immer rascher. *Grisonella* sprang dann auch über Hand und Arm hinweg, schlüpfte knapp unter dem Arm durch, dabei den Rücken streifend, rollte sich unter der Hand, sprang eine höher gehaltene Hand an, biß wieder zu usw.

Bei dem im Verlauf des Spiels immer wieder auftretenden Rückwärtsgang scharrte *Grisonella* mit Vorder- und Hinterbeinen am Boden, was dem Ernstverhalten entspricht. Das ist auch bekannt vom Baummarder beim Rivalenkampf. Bei starker Erregung wurde durch Abgabe des Analdrüseninhaltes ein Geruchsimponieren eingeschaltet und der wenig ansehnliche Schwanz hochgestellt. (vgl. entsprechendes Verhalten von *Galictis vittata canaster* in Droherregung, Dalquest and Roberts 1951). Gleichzeitig zeigte sich die erregte Spannung darin, daß *Grisonella* immer häufiger flüchtig Luft ausstieß und die bekannten pff-Laute äußerte. Erregung, Spannung, Ungeduld drücken sich auch bei anderen Musteliden (z. B. *Mustela nivalis, M. erminea)* durch ähnliche Laute oder durch Zischen *Martes foina, M. martes)* aus. In der Verteidigung warf sich *Grisonella* auf den Boden und trat mit allen vier Beinen gegen die Hand, nahm also auch die Geste des Unterlegenen an, um unmittelbar darauf wieder die Rolle des Angreifers zu spielen. Das Auf-den-Rücken-Werfen konnte bei gleichzeitigem Zubiß und heftigem alternierenden Scharren gegen die Hand auch der Aufforderung zum Spiel dienen. Ähnliches Verhalten beobachtete ich auch bei einem Edelmarder. Eine typische Verteidigungsstellung, die beim gemeinsamen Spiel oft auftrat, bestand darin, daß *Grisonella* dem Mitspieler den Hinterkörper zuwandte, dabei den Kopf aber unter Stirndrehung zum Boden zum Partner hinrichtete. Dabei wurde der Kopf entweder seitlich an den Vorderpfoten vorbei oder durch die Hinterbeine hindurch gesteckt. Entsprechendes Verhalten beobachtete ich bei Baummardern (unveröff.), Mungos, Surikaten (Dücker 1957, Dücker 1962, Rensch und Dücker 1959; vgl. für Marder auch Herter 1964). Es fehlten bei *Grisonella* aber die Schaukelbewegungen mit dem Hinterkörper in der Horizontalen und das Hin- und Herspringen auf steifen Hinterbeinen, während die Vorderpfoten auf einer Stelle verbleiben, wie es in ähnlichen Situationen oft bei Mardern oder auch bei Zebramangusten beobachtet wurde (vgl. Herter 1954, Dücker 1957). Aus der erwähnten Stellung heraus bog *Grisonella* den Vorderkörper auch etwa von der Körpermitte an herum, so daß die Hinterbeine noch auf dem Boden standen, der Vorderkörper aber mit der Rückenfläche dem Boden auflag, so daß Vorderpfoten und geöffnete Schnauze dem Spielpartner zugewandt waren (ähnlich bei Mardern, Surikaten, *Herpestes*-Arten). Aus dieser Haltung ließ sie sich

meist in die Seiten- oder Rückenlage gleiten und trat dann mit allen vier Beinen gegen die Hand und biß zu.

Versteck- und Höhlenverteidigungsspiele bestanden vorwiegend darin, daß *Grisonella* in die Schlafkiste einschlüpfte oder in oder unter einen Sack und bei meiner Annäherung, zu der sie oft aufforderte, aus dem Unterschlupf hervorschoß und mit pff-Lauten oder Keckern einen Scheinangriff auf meine Hand startete. Zurückziehen und erneuter Vorstoß folgten viele Male aufeinander. *Grisonella* biß aber auch jetzt stets nur gehemmt zu. Mit einem Sack war das Tier sofort zu diesem Spiel aufzufordern. Es schlüpfte unter und begann eine Art Maulwurfspiel, indem es sich unter dem Sack fast schlängelnd hin und her bewegte (vgl. auch Iltis: Herter 1955, Marder, eigene Beobachtung). Bewegte ich meine Finger auf dem Sack, so biß es durch den Sack in sie hinein, schoß plötzlich darunter hervor, biß, klammerte und begann wieder das Maulwurfspiel. Die Spielweisen gingen meistens in ein Kampfspiel über.

Grisonella schlüpfte überhaupt gern spielerisch in Höhlen, enge Röhren, Tüten, wie dies von vielen höhlenbewohnenden Tieren oder von Tieren, die auf der Suche nach Nahrung in Ratten- und Mäuselöcher einschlüpfen, bekannt ist. Diese Spaltenappetenz ist z. B. bei vielen Musteliden und Viverriden vorhanden. In Papprollen, die beidseitig offen waren, kroch *Grisonella* gern hinein, durchkroch sie auch, den Körper ganz flach und lang machend. In einem Falle tat sie es neunmal nacheinander. Sie schlüpfte auch wohl in die Rolle hinein und ließ Kopf und Hinterkörper aus den beiden Öffnungen hervorschauen.

Grisonella verteidigte gelegentlich spielerisch nach Art des Tauziehens Lappen, Bindfäden u. ä., ein Verhalten, das am ehesten noch in ein Ernstverhalten übergehen konnte. Wollte man ihr einen Lappen oder auch die Badewanne fortnehmen, so krallte sie sich fest und drängte heftig keckernd hinterher.

Verhalten gegenüber Nahrung

An lebender Beute bot ich nur Heuschrecken und Mäuse. Heuschrecken faßte *Grisonella* mit dem Munde, hielt sie dann mit den Vorderpfoten und verzehrte sie rasch. Der Tötungsbiß gegenüber Mäusen war nicht fixiert. Er war keineswegs immer auf Kopf oder Nacken der Beute gerichtet (wie dies für *Galictis vittata canaster* angegeben wird: Dalquest and Roberts 1951, Kaufmann and Kaufmann 1965), sondern auf den am leichtesten erreichbaren Körperteil. Ein entsprechendes Verhalten zeigen manche Viverriden, z. B. *Viverricula* und *Viverra zibetha* (Dücker 1957, Leyhausen 1965). So konnte der erste Biß z. B. die Lendenwirbel treffen. Es folgten dann Bißserien, und zwar der Wirbelsäule entlang bis zum Kopf. Dieses Nachschnappen unterblieb auch nicht, wenn beim ersten Biß Nacken oder Kopf der Beute getroffen waren, nur konzentrierte sich dann das Nachschnappen, das nun nur 2- bis 3mal erfolgte, etwa auf die gleiche Stelle. Ein Nachschnappen wurde auch bei anderen Musteliden beobachtet, und zwar dann, wenn größere Beute sich noch längere Zeit bewegte. Die Pfoten traten beim Fang der Beute nicht in Aktion, wie dies für die meisten Musteliden gilt (Ausnahme offenbar



Abb. 5. Beuteverzehr. *Grisonella* liegt bäuchlings vor der Beute und hält diese am Boden



Abb. 6. Typische Freßstellung von *Grisonella.* Die Maus wird auf der Seite liegend zwischen den Vorderpfoten gehalten wie eine Flasche

Gulo: GOETHE 1964). Dagegen wurden sie benutzt beim Verzehren der Beute. *Grisonella* lag dabei entweder bäuchlings vor der Maus und hielt diese mit einer Vorderpfote oder mit beiden am Boden (Abb. 5). Noch häufiger aber lag sie auf einer Körperseite oder auf dem Rücken, hielt die Maus zwischen den Vorderpfoten wie eine Flasche gefaßt und kaute am Kopf beginnend sukzessive weiter, ohne die Beute vom Mund abzusetzen (Abb. 6). Auch Bananen faßte sie in dieser Weise. Mäuse wurden mit Haut und Knochen verzehrt. Entsprechend frißt auch *Galictis vittata canaster* kleine Säuger und Vögel, ohne Reste übrig zu lassen (DALQUEST and ROBERTS 1951, KAUFMANN and KAUFMANN 1965).

Zusammenfassung

Es wurden einige Verhaltensweisen der ethologisch bislang noch wenig untersuchten Musteliden-Art *Galictis (Grisonella) cuja* (MOLINA) beschrieben. Beobachtet wurde vor allem das Verhalten beim Baden, bei der Körperpflege, beim Nahrungserwerb sowie beim Spiel mit Beute, mit Beuteattrappen sowie mit dem Menschen.

Wenn auch nur ein Individuum in Gefangenschaft beobachtet werden konnte, so wird doch deutlich, daß sich das Verhalten von *Grisonella* im ganzen dem anderer ähnlich gestalteter Musteliden, speziell dem der Mustelinae einfügt. Übereinstimmungen zeigten sich vor allem mit der nahe verwandten größeren Art *Galictis vittata canaster* (Nasenbad, Kopfbad, "Downstellung" = "fighting posture", Entleerung der Analdrüsen und Hochstellen des Schwanzes in Kampferregung u. a.). Weiterhin erwiesen sich verschiedene Verhaltensweisen als sehr ähnlich denen von *Martes martes, Martes foina, Mustela putorius, M. nivalis* und *M. erminea. Martes martes* zeigte übereinstimmende Verhaltenskomponenten während des Bades und nach dem Bade und beim Spiel (z. B. Umarmen der Spielbeute in Rückenlage, Beknabbern derselben, Verteidigungsstellungen im Kampfspiel, Erregungsscharren mit den Hinterbeinen, „Maulwurfsspiel"). — Das Unterschlüpfen unter Tücher und Einschlüpfen in Tüten und andere Hohlräume ist für die meisten Musteliden typisch. Ebenso gilt für *Galictis* wie die meisten Mustelinae, daß beim Fang der Beute die Pfoten nicht in Aktion treten.

Manche Parallelen zeigen sich auch zum Verhalten der Viverriden, speziell der Herpestinae wie *Herpestes edwardsi, Mungos mungo, Suricata suricatta.* Das gilt für den typischen Drohschrei (tscheck oder tjeck), für Kampfspielaufforderungen, Verteidigungs- und Abwehrstellung, Scharren mit den Hinterfüßen in Erregung, Rückwärtsgang, „Maulwurfsspiel". Es kann sein, daß diese Parallelitäten nur durch zum Teil ähnliche Lebensweise und ähnliche Proportionierung der Körper beider Tiergruppen zustande kommen und mithin nur als Analogien aufzufassen sind. Es besteht aber auch die Möglichkeit, daß gemeinsame stammesgeschichtliche Komponenten vorliegen (vgl. DÜCKER 1957, RENSCH und DÜCKER 1959). Das läßt sich aber erst beurteilen, wenn ein sehr viel größeres Beobachtungsmaterial vorliegt.

Summary

The author described the behavior of *Galictis (Grisonella)* cuja (Molina) in captivity, especially the bathing, grooming, feeding behavior and the types of play: prey stalking and catching, fighting, escaping, hiding play.

The behavior of *Grisonella* is somewhat like that of other Mustelidae, especially Mustelinae with similar body structure. The two species *Galictis cuja* and *Galictis vittata canaster* show several types of behavior in common: bathing, fighting posture, secretion of anal musk glands

while raising the tail in excitement. Some components of behavior correspond to those of some other Mustelinae especially to those of *Martes martes:* embracing of play objects while lying on the back, play fighting, scratching with the hind legs in excitement, "mole-play".

The behavior of *Grisonella* corresponds also to that of some Viverridae, especially Herpestinae like *Herpestes edwardsi, Mungos mungo, Suricata suricatta:* attacking sound, invitation to play fighting, defense posture, scratching with the hind legs in excitement, going backwards "mole-play". This corresponding behavior suggests phylogenetical relations between the two groups though it is also possible that it is only caused by a similar way of life and similar body proportions.

Literatur

Dalquest, W. W., and Roberts, J. H., (1951): Behavior of young Grisons in Captivity. Amer. Midl. Natural., Notre Dame, **46**, 359—366.

Dücker, G. (1957): Farb- und Helligkeitssehen und Instinkte bei Viverriden und Feliden. Zool. Beitrag, N. F. **3**, 25—99.

Dücker, G. (1962): Brutpflegeverhalten und Ontogenese des Verhaltens bei Surikaten (*Suricata suricatta* Schreb., Viverridae). Behavior **19**, 305—340.

Dücker, G. (1965): Das Verhalten der Viverriden. Handb. der Zoologie **8**, 10 (20 a), 1—48.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1950): Über die Jugendentwicklung des Verhaltens eines männlichen Dachses *(Meles meles* **L.**) unter besonderer Berücksichtigung des Spiels. Z. Tierpsychol. **7**, 327—355.

Goethe, F. (1964): Das Verhalten der Musteliden. Handb. der Zoologie **8**, 10 (19), 1—80.

Herter, K. (1953): Über das Verhalten junger Baummarder (Film). Verh. dtsch. Zool. Ges. Freiburg 1952, 555—562.

Herter, K. (1959): Iltisse und Frettchen. Die neue Brehm-Bücherei. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.

Herter, K., und Ohm-Kettner, I. D. (1954): Über die Aufzucht und das Verhalten zweier Baummarder *(Martes martes* **L.**). Z. Tierpsychol. **11**, 113—137.

Kaufmann, J. H., and Kaufmann, A. (1965): Observations of he behavior of Tayras and Grisons. Z. Säugetierkunde **30**, 146—155.

Krumbiegel, I. (1954/1955): Biologie der Säugetiere. 2 Bde. Agis-Verlag, Krefeld und Baden-Baden.

Leyhausen, P. (1956): Das Verhalten der Katzen (Felidae). Handb. der Zoologie **8**, 10 (21), 1—32.

Leyhausen, P. (1965): Über die Funktion der Relativen Stimmungshierarchie. (Dargestellt am Beispiel der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung des Beutefangs von Raubtieren.) Z. Tierspychol. **22**, 412—494.

Rensch, B., und Dücker, G. (1959): Die Spiele von Mungo und Ichneumon. Behavior **14**, 185—213.

Anschrift der Verfasserin: Priv.-Doz. Dr. Gerti Dücker, Zoologisches Institut der Universität, 44 Münster, Badestr. 9

Faunal Sampling and Economic Prehistory

By C. F. W. Higham

Eingang des Ms. 26. 7. 1967

Introduction

An analysis of the prehistory of stock rearing turns upon evidence of faunal samples from prehistoric settlements. Yet, despite the considerable number of reports on domestic animal bones from prehistoric settlements published in recent years, little attention has been paid to the sampling problems involved: deductions have often been made without due regard to possible sources of sampling bias.

The aims of this paper are two-fold: to consider the possibility of calculating the standard error for the estimate of the percentage frequency for a given species within a faunal spectrum, and to discuss the potential sources of sampling bias associated with the ranking of species in order of relative numerical importance. An analysis of the problems inherent in studying prehistoric faunal samples is necessary at a time when the aims and methods of prehistoric farming are becoming increasingly relevant to the interpretation of European prehistory.

The faunal spectrum of Egolzwil 4

VESCELIUS's assertion that archaeologists have, in the past, been content to assume that haphazardly collected grab samples are representative of artefact populations applies with equal force to faunal samples (1). In order to permit the estimation of the standard error for the percentage frequency of occurrence of a given trait within an artefact sample, VESCELIUS advocated cluster sampling. Unfortunately, this is not possible even in faunal samples obtained from recently undertaken excavations, since the manner in which samples were collected precluded cluster sampling analysis to be performed. Nevertheless, with certain reservations, it is possible to obtain the standard errors for the percentages of mammalian species from prehistoric settlements, and in the following description, Egolzwil 4 is taken as the type site.

Egolzwil 4 is a settlement of the Younger Cortaillod Culture situated on the northern margins of the former Wauwyl Lake in the Canton of Lucerne, Switzerland. The size of the village has not as yet been ascertained, but since 1952, an area of 1,300 square meters has been uncovered, and it would appear that at least 50%, and possibly more, of the total area of the former settlement has been excavated. Four main building phases have been observed (2), the weight of the overlying lacustrine deposits having crushed the remains of each building phase into one undifferentiated culture level.

Excavations at this site cover not only the inhabited part of the village, but also an area devoid of houses towards the former lake shore. Concentrations of bones in the latter area evidence the existence of middens. The proportions of the bones of the four major domestic animals appear to be similar whichever midden, or part of the village, is considered. Moreover, roedeer bones appear to be nucleated, and in some such concentrations, the bones derive from the same animal. It appears reasonable, therefore, to suggest that roedeer bones at least, and possibly the bones of other species also, were deliberately deposited on the middens shortly after death.

At Egolzwil 4, an average of 1.85 species-identified bones have been found per square meter. Since, as VESCELIUS noted, it is preferable to have at least 50, and if possible more than 100, specimens per "cluster" or unit area, the excavated part of the site has been subdivided into a total of thirteen such unit areas, each 100 square meters in extent, and containing on average 241 bones.

There are, therefore, a number of modifications to an ideal investigation of a cluster sample as outlined by VESCELIUS. Foremost, the areal extent of the village is unknown. It is assumed to have been twice as large as the area excavated. It may be more, or may be less. Secondly, the unit areas are not selected from the site at random: the whole excavated area has been divided into 13 such entities.

It is possible, however, to define limits for the estimate of the standard error by calculating three separate values, in which it is assumed that 10%, 50% and 90% of the entire settlement has been excavated. Of course, when more of the settlement has been uncovered, it will be possible to have available sufficient unit areas to be able to

select some at random, and perhaps modify the conclusions derived from the present study.

The number of species identified bones per unit area are seen in Tables 1 and 2. The means and standard errors of the frequencies with which the bones of domestic cattle, swine, sheep or goat, red deer and domestic animals combined occur, are seen in Table 3. The results indicate that a low standard error is in question. Assuming that only 10 % of the settlement has been excavated, the chances are 2:1 that the true bovine percentage lies between 28.5 % and 32.5 %, and 20:1 that the true fraction lies between 26.5 and 34.5 %.

It is thus observed that the greater the percentage of the settlement excavated, the lower the resultant standard error. At Egolzwil 4, a site yielding upwards of 2,000 species identified bones, the magnitude of the standard error of the mean percentage of domestic animals is held to be low. Further estimates for other prehistoric faunal samples however, are needed to corroborate this finding.

It has been assumed that each anatomical bone within the bovine skeleton has an equal chance of being found by the excavator. Table 4 is a list of the major bones in the bovine skeleton, and the number of specimens of each bone actually found at Egolzwil 4, weighted of course, to take account of the fact that some bones occur in the skeleton more frequently than others. It is apparent that if each bone had an equal chance of being found, the number of each type of bone should not differ significantly from a mean

Table 1

Egolzwil 4: The Number of Species Identified bones in each of Thirteen 10 × 10 meter areas

Area	Bos taurus	Cervus elaphus	Alces alces	Bos prim.	Canis fam.	Capreolus c.	Castor fiber	Felis sylv.	Lutra lutra	Martes sp.	Meles meles	Ovis/Capra	Sus dom.	Sciurus vulgaris	Sus dom./ferus	Sus ferus	Total dom.	Total
1	137	103	0	18	11	15	6	9	0	2	13	29	74	1	15	21	251	454
2	131	85	5	18	2	11	12	2	0	1	4	27	78	0	9	16	283	404
3	33	29	0	9	9	1	6	0	0	0	0	13	13	0	2	4	68	120
4	25	17	0	1	8	2	0	0	0	0	4	4	10	0	2	0	47	73
5	59	62	0	5	5	4	1	0	1	0	12	26	25	0	6	6	115	212
6	33	21	1	4	0	1	1	0	0	0	0	0	5	0	0	3	38	69
7	11	9	0	1	0	0	5	0	0	0	0	6	8	0	1	1	25	42
8	48	31	0	3	5	2	11	0	0	2	4	7	16	0	1	2	76	134
9	57	39	0	12	12	4	5	2	0	0	10	14	20	1	2	4	103	182
10	49	41	0	5	0	2	0	0	0	0	3	18	25	0	0	4	92	147
11	121	91	0	18	0	22	5	0	3	0	7	82	112	0	10	19	315	493
12	5	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	7	9
13	25	7	0	0	1	1	0	0	0	1	0	8	25	0	1	1	59	71
Total	734	536	6	94	53	65	53	13	4	6	57	236	411	2	49	81	1 434	2 410

Table 2

Egolzwil 4: The Sample Sizes and Percentages of the Most Common Animals, per 10×10 meter area

Area	Number of bone fragments/area	% Domestic bovines	% Swine	% Sheep/Goats	% Red Deer
1	454	30.2	16.3	6.4	22.7
2	404	32.4	19.3	6.7	21.0
3	120	27.5	10.8	10.8	24.2
4	73	34.4	13.6	5.5	23.3
5	212	27.9	11.8	12.3	29.2
6	69	48.0	7.2	0.0	30.4
7	42	26.2	19.0	14.3	21.4
8	134	35.7	11.9	5.2	23.1
9	182	31.4	10.9	7.7	21.4
10	147	33.4	17.0	12.2	27.9
11	493	24.5	22.7	16.6	18.4
12	9	55.8	0.0	22.2	11.1
13	71	35.2	35.2	12.7	9.8
$\bar{X}$	241	30.5	17.0	9.8	22.2

frequency of about 13. The value of X^2 on comparing the actual and mean numbers of bones is 220.7, which is highly significant. Furthermore, the number of mandibles and teeth attest at least fifty individual animals, a number not matched by the limb bones. It is thus clear that a differential bias operated on the frequency with which bones have been found.

There are a number of potential reasons for this finding that faunal samples are biased in one or more respects: there is the original bias of the stock rearer for what was considered to be the most favourable portion of his herds for the provision of food and basic raw materials. In the last analysis, it is this bias which most concerns the prehistorian when studying faunal remains. It may however, be clouded with other sources of bias. Thus KURTÉN has observed that the immature skulls of the Dall Mountain Sheep are more fragile than adult specimens (3). The slender bones of rodents, birds and fishes are also relatively fragile: the presence of nets and net sinkers

Table 3

Egolzwil 4: The Percentage Frequencies of Occurrence of the bones from named species together with the standard errors on their frequencies, upon the assumption that 10%, 50% and 90% of the site has been excavated

	%	S. E. (10 %)	S. E. (50 %)	S. E. (90 %)
Bos taurus (domestic)	30.5	2.0 %	1.5 %	0.20 %
Sus scrofa (domestic)	17.0	2.0 %	1.5 %	0.20 %
Ovis/Capra	9.8	3.2 %	2.4 %	0.34 %
Cervus elaphus	22.2	1.6 %	1.2 %	0.17 %
total of domesticated animal bones	60.9	2.1 %	1.6 %	0.23 %

Table 4

Egolzwil 4: The Numbers of given anatomical bones from bovines

Bone	Number	No. of such bones in one skeleton
Mandible	79	2
Maxilla	19	2
Premaxilla	4	2
Skull fragments	29	—
Horn Core	15	2
Scapula	30	2
Humerus	47	2
Radius	46	2
Ulna	16	2
Magnum	6	2
Unciform	3	2
Scaphoid	5	2
Lunate	7	2
Metacarpal	42	2
Fore phalanx proximal	8	4
Fore phalanx middle	10	4
All phalanges distal	13	8
Pelvis	28	2
Femur	18	2
Tibia	29	2
Patella	6	2
Calcaneum	14	2
Astragalus	18	2
Os malleolare	1	2
Lateral cuneiform	2	2
Metatarsal	32	2
Rear phalanx proximal	12	4
Rear phalanx middle	13	4
Hyoid	3	1
Cuboid/Navicular	12	2
Pisiform	2	2
Total	404	
Mean	12.62 per anatomical bone	

in some Swiss prehistoric settlements attest fishing where fish bones are notable for their absence. The presumptive bias in favour of the mature bones of large animals should however, not be stressed, for the mandibles of unweaned red deer have been found at Egolzwil 4. Such bones could have been preserved intact by their surrounding ligaments until protected from the elements by other objects cast onto the middens. Nevertheless, even under the most meticulous supervision, there is a potential bias in favour of large bones being found.

The presence or absence of gnaw marks on bones made by dogs appears to be culture conditioned, for whereas bones from the Cortaillod Culture sites are normally free from gnaw marks, many bones from the Egolzwil Culture site of Egolzwil 3 are not. A powerful dog can easily crush and consume small bones, and in fragmenting large ones, increase the number of species identified fragments from a given site.

A further potential source of bias results from the fact that different anatomical bones have different quantities of attached muscle. Therefore, the femora or humeri, which have much attached meat, are likely to have been broken and rendered unidentifiable. The phalanges however, having little, may often be found complete. Moreover, the small and compact phalanges are more likely to survive than the fragile articulating ends of the femur. As White (4) has shown in his study of the faunal remains from the Plains Indians settlements, only select cuts of meat were brought from the kill to the home village. The same phenomenon could well have taken place during the prehistoric period in Europe, thus distorting the proportion of domestic to wild animal bones. Two facts however, indicate that this source of bias may be slight. The Plains Indians hunted bison on horseback, thus travelling many miles from the home settlement in pursuit of an unusually large animal. Under such circumstances, it was impraticable to take home more meat than was actually required. In Europe during the neolithic period, however, wild animals, with the exception of the auroch and bison, were smaller than the Plains Bison, were not hunted on horseback, and were probably dismembered close to the home village.

These are among the major potential sources of bias. It is evident that no collection of prehistoric bones is a random sample of the bones from the animals comprising a society's domestic herds. What is required for the purposes of the prehistorian is an estimate of the relative importance of the mammalian species used by different societies for their economic requirements.

The commonest method of estimating the relative frequencies of different species at prehistoric settlements is first to sum the number of species identified bones and then to express the number of bones ascribed to each species as a percentage of the total. In some cases, however, when the size of the bone sample from each of a number of sites from the same culture has been small, then the samples have been pooled and relative frequency of each species defined on the basis of the combined sample (5). A second method of ranking the relative frequency of species in a faunal sample is to estimate the number of individuals represented by the bones themselves. In the present investigation, both these methods have been used for the analysis not only of the material studied by the present author, but also that described in the literature (Table 5).

From Table 5, it will be noted that the relative proportion of bovines calculated from the number of bone fragments only is, in nearly every case, higher than that calculated from the number of individuals actually represented. The opposite situation obtains for caprovines, while both methods provide similar estimates for the frequency of occurrence of swine. In some cases, the discrepancy between the percentage frequencies for each animal on the basis of them two methods reaches major proportions. Thus the percentage of bovines at Lindø is 52.5 on the basis of the number of identified bones, but only 26.0 on the basis of the number of animals represented. Furthermore, the number of bone fragments in the sample has no discernible effect on the magnitude of the observed discrepancy. Indeed at Manching, with a sample size of 118,510 bone fragments, the discrepancy is greater than a Györ-Papai Vam, with a sample size of only 224 specimens.

Since the two methods of estimating the relative frequencies of animal species from prehistoric bone samples give consistently divergent results, the advantages as well as the disadvantages of each will be considered in the light of the potential sources of bias discussed above.

Now the juvenile humerus comprises diaphysial and epiphysial bones, and the juvenile pelvis comprises the sacrum, ilium, pubis and ischium. In both cases, these distinct entities fuse at a given age, to form one bone. Therefore, a humerus and a pelvis from a juvenile animal will disarticulate into at least nine distinct bone fragments, whereas corresponding bones from an adult will not. If a particular society killed some cattle when six months of age, but maintained all sheep until fully mature, the ratio of cattle to sheep bones will not correspond to the actual number of animals killed.

In seeking bone marrow, or in disarticulating a carcass to facilitate the removal of meat, bones are perforce fragmented. Consequently, the fragmentation of complete bones could lead to a bias against smaller-boned species. The fact that small bones may be more easily overlooked by the excavator than large bones may account for the rarity of ovine, compared with bovine, carpal bones in nearly all faunal samples examined by the author. Indeed, exceptionally sophisticated excavation techniques are necessary to discover the small anatomical bones of rodents or birds. Therefore, if the number of bone fragments from prehistoric settlements is used as the basis for ranking species in relative order of importance, it should be remembered that a bias may decrease the actual importance of small, and thus increase the importance of large, species.

Scavenging dogs may crush and consume small bones, but only split and gnaw large bones. Again, therefore, the relative importance of small animals may be arti-

Table 5

The percentages of the common domestic animals from prehistoric settlements, in terms of the total number of bone fragments and the number of individuals represented

Site	Total No. of Fragments	Estimated No. of Individuals	Estimated % Cattle		Estimated % Swine		Estimated % Sheep/Goat		Author
			Fragments	Individuals	Fragments	Individuals	Fragments	Individuals	
Egolzwil 4	2 531	244	28.7	20.5	14.9	22.2	10.3	18.4	Higham
Arbon Bleiche	2 794	237	65.1	40.5	21.2	27.5	8.1	24.0	Higham
Seeberg (Burgäschisee-Süd)	17 419	421	1.9	2.1	1.44	5.5	1.2	4.8	Boessneck
Zürich Utoquai (Horgen)	554	45	16.4	15.6	31.8	24.5	8.3	11.1	Higham
Troldebjerg	19 894	660	37.8	29.7	50.7	51.6	10.3	13.3	Higham
Zürich Utoquai (Corded Ware)	257	28	51.0	32.2	21.8	14.3	8.5	14.3	Higham
Voldtofte	2 030	159	68.8	53.6	19.0	27.0	8.4	16.4	Higham
Zürich Breitingerstraße (Michelsberg)	385	32	54.0	40.6	17.4	15.7	1.3	6.3	Higham
Egolzwil 3	393	51	1.2	2.1	7.3	8.5	32.9	29.9	Higham
Bundsø	2 428	155	36.5	35.5	42.0	26.0	11.5	22.0	Higham
Lindø	1 188	100	52.5	26.0	27.2	33.0	15.8	26.0	Higham
Veileby	7 124	407	43.0	29.5	25.7	35.3	23.6	30.3	Higham
Zug Sumpf	804	71	22.5	15.5	15.4	16.8	51.8	50.9	Higham
Eschner-Lutzengüetle (Schussenried)	1 158	127	57.0	33.0	18.1	20.5	19.4	29.9	Hartmann-Frick
Eschner-Lutzengüetle (Michelsberg)	1 823	229	49.6	30.6	17.5	15.6	20.0	35.4	Hartmann-Frick
St. Aubin IV	276	—	31.8	18.7	14.8	13.7	20.7	28.2	Reverdin
Manching (1955)	118 510	2 626	43.7	26.7	32.4	34.3	19.0	30.5	Boessneck
Györ-Papai Vam	224	136	66.0	57.4	10.7	11.7	13.5	17.7	Bökönyi

ficially low, a finding which confirms that the total number of bone fragments belonging to different species in a prehistoric bone sample could give a misleading picture of the relative importance of each species at that site.

In the alternative method of estimating the relative number of each species in a faunal sample, the number of individual animals represented by bone fragments must be calculated. In theory, this would necessitate an estimation of the number of individuals represented by each anatomical bone, but in practice, the highest number of individuals is almost invariably supplied by the mandibles and teeth. The method of calculating the number of individuals represented is described in the appendix to this article.

The method of calculating the relative importance of each species by the number of individuals represented may be biased by the greater fragility of immature compared to mature mandibles. Yet the mandibles and teeth appear to have a greater degree of durability than most limb bones. Indeed, the complete mandibles of foetal or newly born red deer have survived at Egolzwil 4. Therefore, assuming that a particular society killed many sheep when under six months of age, but maintained all their bovines until fully adult, an estimate of the number of individuals represented by the mandibles and teeth would be expected to give a more accurate approximation to the relative importance of each species than would the sum total of the number of bone fragments assigned to either species.

A further source of bias which may affect the estimate of the number of individuals represented by mandibles and teeth is the possibility that small specimens may be more easily overlooked by the excavator than large specimens. Nevertheless, of all bones, the mandible and dentition are the most immediately recognized, and the species of teeth can readily be ascertained. This potential source of bias therefore, is less likely to affect the estimate of the number of individuals represented than the total number of fragments assigned to each species, because in the latter situation, the magnitude of the bias will increase when small bones are included within the calculation.

The selective splitting of certain bones could increase the number of bone fragments ascribed to one species, but not another. The mandibles of cattle and swine, for example, appear to have been split to obtain their marrow at most sites, whereas those of sheep, being smaller, are often found intact. This finding would result in there being more cattle than sheep bones in a situation where the number of individual animals is identical. Now it is possible to estimate the number of individual animals present from a combination of fragmentary and complete mandibles. Therefore, this source of bias does not affect the estimate of the number of individuals represented.

One of the purposes of this study is to define the most logical method of ordering the relative importance of cattle, sheep, goats and swine in the economies of a number of prehistoric cultures. This evidence is provided by the actual bone remains of the species in question. It has been demonstrated, however, that there are a number of sources of bias operating on the frequencies with which the bones are found, and as a result, the two methods of ranking the four species in their frequency of occurrence give divergent results. Thus, if every bone of every animal killed was found by the excavator, the estimation of the relative importance of each species would present no difficulty. With every bone that has disintegrated, fragmented, or been overlooked since the parent animal was killed however, the ideal situation in which every bone of every animal is found becomes increasingly remote. Indeed, a situation could arise in which the number of bones ascribed to each species gives a misleading picture of their former relative importance. The method whereby the number of individual animals represented by the bones of each species has also been shown to be open to sampling bias, but to a considerably smaller extent. Consequently, this method is advocated for use in prehistoric bone samples.

Conclusions

An analysis of the disposition of animal bones at the neolithic village of Egolzwil 4 has revealed the presence of select middens, which were located away from the main settlement area. The excavated part of the site has been sub-divided into 13 unit areas, and the variability of the relative importance of the various species within each unit area has been considered. Little variation has been found from one unit area to another, a situation reflected in the low standard error for the percentage of the total number of species identified bones accounted for by each species.

On comparing the relative numerical importance of each species at a number of prehistoric settlements on the basis of two methods in current use, widely divergent results have been obtained. A consideration of the main potential sources of sampling bias involved has been presented, and it is concluded that the ranking of species on the basis of the number of individual animals represented by bone fragments is the more valid method.

Zusammenfassung

Eine Analyse der Ablagerungen von Tierknochen bei dem neolithischen Dorf Egolzwil 4 erwies das Vorhandensein von ausgesprochenen Abfallhaufen, die von der Hauptsiedlung entfernt angelegt waren. Der ausgegrabene Teil der Lagerstätten wurde in 13 gesonderte Abschnitte aufgeteilt, und die Unterschiede in der relativen Wichtigkeit der verschiedenen Arten innerhalb jeder dieser Einheiten untersucht. Geringe Unterschiede nur wurden von Einheit zu Einheit gefunden, eine Situation, die sich auch wiederspiegelt in dem geringen Standard-Fehler für den Prozentsatz der Gesamtzahl der Arten identifizierter Knochen, die jeweils den verschiedenen Arten zugerechnet werden konnten.

Ein Vergleich der relativen numerischen Wichtigkeit jeder Species einer Anzahl prähistorischer Siedlungen nach zwei verschiedenen gebräuchlichen Methoden erbrachte sehr verschiedene Ergebnisse. Es wird eine Übersicht gegeben über die allgemeinen potentiellen Fehlerquellen bei der Probenentnahme, und die Schlußfolgerung ist, daß die Rangfolge der Arten auf Grund der Anzahl Individuen, repräsentiert durch Knochenbruchstücke, die beste Methode ist.

Appendix

The following steps have been taken in computing the number of individual animals represented by mandibles and dentition from prehistoric settlements.

1. All mandibles, molars and premolars have been divided into right and left-hand groups and assigned a growth stage on the basis of dentition development.
2. Each left hand specimen has been compared with right hand specimens of the corresponding stage to see if could, on the basis of size, morphology and wear, be derived from the same animal as any right hand specimen. If so, it has been eliminated from consideration.
3. The maximum number of individuals per growth stage represented by left hand and by right hand specimens have been tabulated and considered jointly to evaluate the maximum number of animals represented per stage.
4. The number of individuals represented per stage has been summed for all stages to discover the total number of individuals represented in the sample as a whole.

Literature

Kurtén, B. (1953): On the Variation and Population Dynamics of Fossil and Recent Mammal Populations. Acta Zoologica Fennica, **76**, Helsingfors.

Müller, H. (1964): Die Haustiere der Mitteldeutschen Bandkeramiker, Deutsch. Akad. der Wissenschaft, **17**, Berlin.

Vescelius, L. (1960): In Dole, G., and Carneiro, R., Essays in the Science of Culture in Honour of Leslie A. White, New York.

Vogt, E.: Personal Communication.

White, T. (1955): The Study of Osteological Material in the Plains, American Antiquity, **21**.

Authors address: C. F. W. Higham, Lecturer in Anthropology, University of Otago, Dunedin, New Zealand

Der Gartenschläfer *(Eliomys)* in der Crau/Südfrankreich

Von O. von Frisch[1] und H. Kahmann

Eingang des Ms. 19. 10. 1967

Der Gartenschläfer ist aus der Camargue bekannt (Bauer c. s. 1958). Aus der benachbarten Crau fehlen Beobachtungen. Während der bisher drei Forschungsfahrten des Staatlichen Naturhistorischen Museums Braunschweig in diese Landschaft wurde der Nachweis des Gartenschläfers erbracht. Die zu einer Aufsammlung von 14 Exemplaren aller Altersstufen gehörigen Gartenschläfer siedelten inmitten der steinigen Crau im Umkreis eines von einer Mandelbaum„plantage" umgebenen Schafstalles (von Frisch 1965). Dieser Lebensraum und seine -stätten erinnern hinsichtlich Trockenheit und Wärme, aber auch bezüglich Bodengestaltung (Gestein) und Kahlheit lebhaft an den Gartenschläfer beherbergende andere Örtlichkeiten im Mittelmeergebiet und in Nordafrika (Korsika, Sardinien, Libyen, Tunesien, Spanisch-Marokko u. a.).

Die Aufsammlung gliedert sich in junge und erwachsene Gartenschläfer (n = 14), wovon ein junges Exemplar im Laboratorium heranwuchs (P. B. 1602). Gesammelt wurde in der 2. Hälfte des Juni 1964 und 1966.

Über die Färbung des Haarkleides erwachsener Gartenschläfer aus der Crau gilt: Der Gesamteindruck der Färbung ist oberseits deutlich grauer als bei anderen aus Mitteleuropa (hier: Rheinhessen und Bayern in der Bundesrepublik Deutschland). Der Rücken ist weniger „strongly tinged with russet" wie Miller (1912) es gibt (Russet = Ridgway 1912 XV,13',k oder Ostwald o. J. 1,VI,pi 5). Die schönste Ausfärbung im Sinne der Miller'schen Beschreibung hat P. B. 1602, dessen Rückenbraun geradezu leuchtet: aber das Exemplar kam als Jungschläfer (Nestlingskleid) ins Laboratorium und durchlief Haarungen mithin unter anderen Umweltsbedingungen. Im Mittelmeerbereich ist das an die Nestlingstracht anschließende Haarkleid grauer noch als das Erwachsenenkleid, das je nach Unterartzugehörigkeit unterschiedliche Brauntönungen enthält. Der zu ihm hin führende Haarwechsel beginnt mit etwa 50 Lebenstagen und dauert um 30 Tage. Dulic c. s. (1962) urteilen richtig, wenn sie der Sammelzeit bei der Bewertung der Färbung größere Beachtung schenken. Die jugendlichen Gartenschläfer eines laufenden Jahres, gegen Ende der Gedeihperiode gewöhnlich um 180—150 Tage alt, bilden die „Alterstracht" erst nach dem Überdauern eines Winters aus. Einjährige Exemplare sind immer deutlich (wenn auch nicht immer ausgesprochen) braun. Es sei in Erinnerung gebracht, daß Haarwechselgeschehen hier wie bei vielen anderen kleinen Säugetieren nicht mit der jahreszeitlichen Abfolge Sommer — Winter verknüpft ist. Auch bei dem Gartenschläfer wechseln ♀♀ unmittelbar nach Beendigung des Säugens das Haar, wie Stein (1950) es schon lange für andere kleine Säugetiere beschrieben hat, so hier das noch gut entwickelte Milchdrüsen zeigende ♀ 185 (20. 6. 64). Das ♀ 188 (20. 6. 64) säugt augenscheinlich; die kräftig entwickelten Milchdrüsen laktieren noch.

Die folgende Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die Körperabmessungen.

Es bleibt alles in dem Rahmen der Abmessungen für west- und mitteleuropäische Gartenschläfer, z. B. Spanien (in der Reihenfolge der Tabelle 1): M 119—99—25.8—23.4 mm, z. B. Bayern: 117—99—25.8—23.6 mm usw. Die größte Hinterfußlänge in der Tabelle (212, 17. 6. 66) fällt nicht aus dem Rahmen. In jeder Population gibt es großfüßige Individuen, hier weniger, dort mehr, z. B. Spanien 24—30 mm, Bayern

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Tabelle 1

Körperabmessungen erwachsener Gartenschläfer aus der Crau/Frankreich (mm)

Gemessen: von Frisch, Braunschweig

Nr.	Sex.	KR	S	Hf	O	Gew. (g)	Bemerkungen
177	♂	124		25,6	23,2	82	„Stummelschwanz"
185	♀	120	110	25,4	21,5	73	
187	♀	117		24,9	21,5	72,5	„Stummelschwanz"
188	♀	134	121	25,5	22,7	86	
212	♂	145		28,5	25,5	92	„Stummelschwanz"
227	♂	136		26,5	22,5	83	„Stummelschwanz"
228	♂	127		27,5	22,0	76	„Stummelschwanz"
1602	♂	110	110	26,1			Laboratorium
M (ohne 1602)		129		26,1	22,7	80,6	

KR = Kopfrumpflänge, S = Schwanzlänge, Hf = Hinterfußlänge, O = Ohrlänge

24—28 mm, Rheinhessen 25—31 mm: M = 28.2, Exemplare > 28 mm = 43.3% (n = 60)!

5 Individuen haben einen „Stummelschwanz", d. h. ein Schwanzregenerat. ♂♂ mit dieser Erscheinung überwiegen. Bei 212 und 228 (30. 6. 66) ist der Schwanz im Wortsinn stummelhaft. Schwanzregenerat trifft die Sache nicht. Denn regeneriert wird nur der betroffene Wirbel, oder die Zwischenwirbelscheibe, wenn sie distal erhalten ist. (Mohr 1941, von Haffner 1941). Überraschenderweise entspricht die Behaarung der regenerierten Spitze *immer* dem gewohnten Bild: schwarz — weiß. Leider wurde das Geschehen nie experimentell untersucht; die Veröffentlichung von Klintz (1914) kann nicht dafür gelten. Eigene Anschauung (nicht beendete Versuche) führt zu einer Auffassung, welche eher jener von Korschelt (1927) entspricht, gegensätzlich zu Mohr (1941) und von Haffner (1941). In 7 „Autotomie"versuchen blieb das Regenerat nach Ausheilung und Umfärbung unverändert, bis ins 3. Lebensjahr (2mal) und wuchs nicht weiter, „je nach der dem Tier noch zur Verfügung stehenden Lebenszeit" (Mohr 1941). Derart verstümmelte Individuen findet man gelegentlich einmal in allen Populationen. An der Lebensstätte in der Crau sind sie häufig. Hängt es mit der Beengtheit von Biotop und Habitat zusammen, wodurch die Möglichkeit zu kämpferischer Auseinandersetzung häufiger wird (besonders unter den ♂♂)? Oder ist es Folge des Lebenskampfes gegenüber der Wanderratte *(Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769), die mit dem Gartenschläfer den Lebensraum teilt? Wir wissen es nicht.

Die Schädelabmessungen sind in Tabelle 2 zusammengestellt.

Die Condylobasallänge ist groß. Sie läßt im Vergleich mit den Erfahrungen an Gartenschläferpopulationen in Rheinhessen (Geisenheim) und Bayern (Fichtelgebirge) auf wenigstens Zweijährigkeit schließen. Im 3. Lebensjahr ist der Zuwachs für diese Abmessung nur noch geringfügig. Doch können immerhin einzelne Individuen Condylobasallängen von 34 mm und darüber erreichen. Das bisher beobachtete Maximum ist 34,8 mm (Population Rheinhessen/Geisenheim: Kahmann, 1960)[2]. Über Variationsweiten und Mittelwerte von Schädelabmessungen west- und mitteleuropäischer Gartenschläfer kann man nachlesen bei Kahmann (1960) S. 179 und Dulic c. s. (1962) S. 421.

[2] In Kahmann 1960 gleich zwei unsorgfältige Korrekturen: nicht SKM 2439, sondern 2493; nicht 34,9 mm, sondern 34,8 mm (S. 181). Maximum bei Dulic c. s. 1962 34,7 mm (S. 421).

Tabelle 2

Schädelabmessungen erwachsener Gartenschläfer aus der Crau/Frankreich (mm)

Gemessen: Kahmann, München

Nr.	Cbl	Rl	Rh	Rb	Mb	Jb	Ib	Shm	ShB	B	Bem.
177	32,6	14,3	7,3	7,0	16,1	20,7	5,0	10,5	13,8	10,0	
185	(32,0)	14,5	7,1	6,8			4,8				
187	31,4	14,4	6,8	6,6		20,0	5,0	10,8		8,8	
188	32,2	14,8	7,1	6,6	16,0	20,5	4,9	10,8	14,4	9,4	
212	33,5	14,9	7,3	7,2	16,4	21,2	5,0	11,5	15,0	10,0	
227	32,7	14,4	7,6	7,3	16,6	21,2	5,2	10,9	14,4	10,0	
228	32,4	14,7	7,0	6,6						9,6	
M	32,4	14,5	7,2	6,9	16,3	20,7	5,0	10,9	14,4	9,6	
1602		14,6	7,0	6,4	15,4	18,8	5,0		14,7	9,5	Laboratorium Zahnverlust

Cbl = Condylobasallänge, Rl = Rostrumlänge, Rh = Rostrumhöhe, Rb = Rostrumbreite, Mb = Mastoidbreite = Hirnkapselbreite Felten 1962, Jb = Jochbogenbreite, Ib = Interorbitalbreite, Shm = mediane Schädelhöhe = Hirnkapselhöhe ohne Bullae Felten 1962, ShB = Schädelhöhe incl. Bullae, B = Bullalänge. Alle Messungspunkte vgl. in Dulic c. s. 1962

Übrigens vermittelt Abbildung 1 einen Eindruck von den Proportionsunterschieden zwischen den Schädeln von jungen und erwachsenen Gartenschläfern, den bisher größten (Rheinhessen) zum Vergleich gestellt.

Die obere Zahnreihe ist im einzelnen verhältnismäßig lang (Kronenlänge): 5,0 bis 5,5 mm; im Mittelwert 5,2 mm schließt sich die Abmessung an Gartenschläfer aus Nordspanien (Linares de Riofrio) an (Dulic c. s. 1962). Die Zähne besonders der erwachsenen ♂♂ 212, 227, 228 sind stark abgenutzt und verschliffen, im Einzelfall 212 sieht man die Pulpahöhle durchschimmern (Betrachtung von oben). Wegen der damit verbundenen Formänderung des P^4 hat das eine leichte Verkürzung der Kronenlänge im Gefolge.

6 Gartenschläfer der Aufsammlung sind jung, ihr Haarkleid entspricht noch dem des Nestlings, Ober- und Unterseitenfärbung ist noch stark grau durchmischt, eine

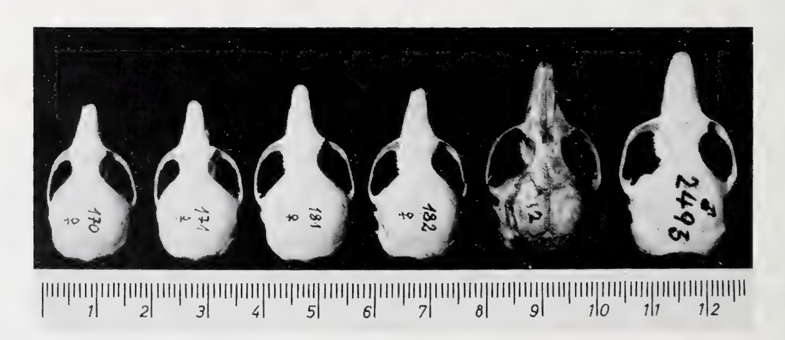


Abb. 1. Gartenschläferschädel in Aufsicht — 170/71 Wurfgeschwister aus etwa Maimitte 1964, 181/82 Wurfgeschwister aus etwa Aprilmitte 1964, 212 größter Schädel aus der Aufsammlung Crau, 2493 größter Schädel aus der Aufsammlung Rheinhessen/Geisenheim zum Vergleich (Photo: Lienhardt)

Erstlingstracht, die auch viele andere kleine Säugetiere charakterisiert. Im Vergleich mit Erfahrungen an Gartenschläfern aus Deutschland, sonderlich Bayern, gehören die jungen Exemplare aus der Crau mutmaßlich zu drei Würfen. Zweifelsfrei sind 170 und 171 (18. 6. 64) der Tabelle 3 Wurfgeschwister und kaum älter als 30 bis 32 Tage, etwa in der Maimitte 1964 geboren. Das Jugendhaar ist völlig ausgewachsen, der Backenzahn $M\frac{3}{3}$ ist tief in der Alveole und hat den Knochen noch nicht durchbrochen; doch ist die Spongiosa über dem Zahn schon kräftig abgebaut. Die Hinterfußlänge steht in Einklang mit jener von altersgleichen Gartenschläfern aus dem Rhein-Main-Gebiet (Rheinhessen), nicht immer aber mit jener aus dem bayerischen Fichtelgebirge. Das Exemplar 189 (20. 4. 64) weicht in den Körperabmessungen gehörig ab, hat eine Größe auf mehr als 45 Tage weisend und läßt bauchwärts Anzeichen beginnenden Haarwechsels erkennen. Die Wurfzeit würde man in den Maibeginn 1964 verweisen. Die jungen Gartenschläfer 181—182—186 (19./20. 6. 64) gehören ebenfalls einem Wurf an. Oberflächlich bestimmt noch das erste Haarkleid den Färbungscharakter der Oberseite. Aber alle sind rückenwärts in voller Haarung, das Haar der zweiten Tracht kräftig auswachsend. 181 zeigt auch bauchwärts noch abklingenden Haarwechsel. Als Geburtszeit darf man die Aprilmitte 1964 annehmen, den Exemplaren daher ein Vergleichsalter von etwa 60 bis 65 Tagen geben. Es kommt auch im Körpergewicht und im beginnenden Wechsel des einzigen Milchzahns $p\frac{4}{4}$ zum Ausdruck. Die Zahnreihe zeigt in Aufsicht keine Veränderungen, doch läßt sie in Ansicht das Kronenprofil des $p\frac{4}{4}$ unter dem Milchzahn, durch die aufgelockerte Spongiosa hindurch, erkennen.

Die Zahlen in Tabelle 3 geben ein gutes Bild von den Körperproportionen, besonders bei Gegenüberstellung der Individuen aus den Würfen „Maimitte" und „Aprilmitte". Die KR-Länge des Exemplares 189 gegenüber jener von 181—182—186 darf nicht irreführen; denn es ist erwiesen (Kahmann und Staudenmayer unveröff.), daß vielfach (nicht immer!) die KR-Länge während des Haarwechsels *nicht* zunimmt! Er beginnt (Bayern) regelmäßig zwischen dem 45. und 50. Lebenstag. Anders sein Ende!

Über die Schädelabmessungen der jungen Gartenschläfer gibt Tabelle 4 Auskunft. Die Exemplare aus den beiden Würfen (170—171) und (181—182—186) zeigen besonders schön die Wertänderungen beim Heranwachsen.

Tabelle 3

Körperabmessungen junger Gartenschläfer verschiedenen Alters aus der Crau/Frankreich (mm)

Gemessen: von Frisch, Braunschweig

Nr.	Sex.	KR	S	Hf	O	Gew. (g)	Bem.
170	♀	84	88	24,5	19,1	29	Maimitte 1964
171	♀	90	70+	24,8	20,6	26	etwa 32. Tag
181	♀	100	108	25,7	23,3	46	
182	♀	103	106	26,9	23,9	45	Aprilmitte 1964
186	♂	99	111	25,4	21,9	40	etwa 65. Tag
M (3)		101	108	26,0	23,0	42,7	
189	♀	104	99	23,0	19,6	31,5	Maianfang 1964?

Tabelle 4

Schädelabmessungen junger Gartenschläfer verschiedenen Alters aus der Crau/Frankreich (mm)

Gemessen: Kahmann, München

Nr.	Cbl	Rl	Rh	Rb	Mb	Jb	Ib	Shm	ShB	B	Bem.
170	26,4	13,0	5,8	5,7	14,2	16,4	4,6	9,7	12,3	8,4	$p^4_4 - M^2_2$
171	26,4	12,7	5,9	5,7	14,4	16,3	4,8	9,6	12,6	8,9	"
181	28,7	13,6	6,4	6,0	15,0	18,3	5,1	10,6	13,5	9,2	$p^4_4 - M^3_3$ZW
182	28,4	13,6	6,5	6,0	14,8	18,1	4,7	10,6	13,6	9,2	"
186	28,3	13,1	6,4	6,2	14,7	18,0	5,0	10,4	13,4	8,6	"
M (3)	28,4	13,4	6,4	6,0	14,8	18,1	4,9	10,5	13,5	9,0	
189			6,4	5,8		17,2	4,8				

Bem. = Zahnreihe, ZW = Zahnwechselanfang

Aus den Zahlen läßt sich der Zuwachs in der fortlaufenden Entwicklung des Schädels entnehmen. Legt man die bereits genannten Altersangaben zugrunde, so beträgt er in der in Tabelle 4 gegebenen Reihenfolge zwischen dem etwa 30. und dem etwa 60. Lebenstag

%	7.55	4.27	2.48	5.26	3.5	10.7	4.25	8.82	8.45	3.5

Bezogen auf einen großen Schädel der Aufsammlung 177 (19. 6. 64) mit

32.6	14.3	7.2	6.8	16.1	20.7	5.0	10.5	13.8	9.3	(mm)

ergibt sich diesbezüglich vom etwa 32. Lebenstag bis gegen das Ende des 2. Lebensjahres in gleicher Ordnung

%	23.4	11.3	23.1	19.3	12.6	26.6	6.37	8.82	10.85	7.52

Den geringfügigsten Zuwachs erfährt die Interorbitalbreite: Der Mittelwert erwachsener Schläfer ist schon mit etwa 60 Tagen erreicht. Condylobasallänge und Jochbogenbreite wachsen ansehnlich zu, ebenso Rostrumhöhe und-breite, beide am Ende in dem schon von Dulic c. s. (1962) angegebenen Verhältnis: Rh >Rb. Weitere Einzelheiten kann man aus dem Vergleich der beiden voraufgestellten %-Wert-Zeilen ablesen.



Abb. 2. Lebensraum des Gartenschläfers in der Stein-Crau: links der Schafstall und seine Umgebung; rechts die ihn umschließende Mandelbaumplantage (Photo: v. Frisch)

Im ganzen Habitus entspricht der Gartenschläfer der Crau also dem Bild der Unterart *quercinus* Linnaeus, 1766. Die im Gesamteindruck deutlich grauere Rückenfärbung gegenüber mitteleuropäischen Exemplaren fällt nicht unterscheidend ins Gewicht. Sie kann durch Standortsfaktoren bedingt sein.

An seiner Lebensstätte in der Stein-Crau bewohnt der Gartenschläfer nicht nur Gemäuer, sondern auch geeignete Nischen im Stamm der Mandelbäume. Es nimmt nicht wunder, daß freistehende Nester im Bereich des Trockenbusches nicht gefunden worden sind. Sie sind selbst in optimalen Lebensräumen für diese Schläferart eine Seltenheit. In Baumhöhlungen richtet der Gartenschläfer im allgemeinen nur ein Lager her, und so wurde es auch in der Crau gefunden. Bemerkenswert ist, daß zum Bauen genommen wird, was am leichtesten zugänglich ist, so hier vielfach Schafwolle. Jungschläfer im Sinn der zur Aufsammlung gehörigen halten gewöhnlich noch wurfweise zusammen und bleiben recht oft zunächst in der „Wochenstube" beieinander. Die Baumlager im Randteil der Plantage können sehr wohl solche sein. Im Gegensatz zum Siebenschläfer *(Glis)* legt der Gartenschläfer die Jungen ohne Unterlage auf den Nestgrund, und die Hülle ist mehr wie eine „Zudecke" ringsherum gelegt. Es läßt sich gut verstehen, wenn tragende ♀♀ den Wurf an unzugänglicheren Plätzen in Geborgenheit zur Welt bringen, unbehelligt von streunenden ♂♂ oder anderem Getier, etwa Ratten (hier Wanderratte).

Über die Lebensführung des Gartenschläfers in der Crau wurde wenig in Erfahrung gebracht. Bei Einbruch der Dämmerung wurden Schläfer beim Verlassen des Schafstalles gesehen, von dem aus sie die umliegenden Mandelbäume aufsuchten. Gleichzeitig verließen auch die Ratten den Stall. Die Lebensvoraussetzungen sind karg. Jedenfalls dürfte ihm seine Befähigung omnivor zu leben, entgegenkommen, da es an tierischer Kost sicher nicht fehlt. So fand sich als Mageninhalt regelmäßig Kerbtierchitin, etwa Reste von Heuschrecken und Käfern. Wie weit zur Reifezeit die Mandelbaumfrüchte den Tisch decken helfen, ist nicht ohne weiteres zu sagen. Auch hier wird gelten, daß am ehesten das den Magen füllt, was ausreichend und leicht erreichbar ist, womöglich Monat für Monat anderes, wie beispielsweise im Juni häufig und zahlreich die gerade dann zugänglichen Raupen des Wolfsmilchschwärmers (Sphingidae).

Die Schläferpopulation inmitten der Stein-Crau ist klein. Niemand kann sagen, ob sie nicht der Wegnahme von 14 Individuen erlegen ist. Über Zu- und Abwandern gibt es nichts als Vermutungen. Solange nicht aus dem weiteren Umkreis das Vorkommen des Schläfers erwiesen ist, muß man die kleine Population nehmen als das, was sie ist: Als eine hinsichtlich ihrer Entstehung nicht deutbare Enklave, deren Glieder sich bis 1964 im Gleichgewicht mit ihrer Umwelt befanden.

Zusammenfassung

Der Gartenschläfer hat inmitten der Crau eine kleine, isolierte Population, aus der die untersuchte Aufsammlung stammt: 14 Individuen (6,8), davon 6 Jungschläfer (1,5). Die jungen Exemplare gehören zu verschiedenen Würfen des laufenden Jahres (1964), je 2 und je 3 sind Geschwister. Zahnwechselvorgänge lassen eine angenäherte Bestimmung des Alters zu. Das Nebeneinander von sehr großen und von jugendlichen Schädeln gibt die Möglichkeit, den Zuwachs allgemeiner zu bestimmen. Es zeigt sich, daß manche Schädelabmessungen mit dem Wachstum bis zu 20 % gewinnen können: Condylobasallänge, Rostrumbreite und -höhe, Breite an den Jochbögen. Den geringsten Zuwachs hat die Interorbitalbreite. Der G. der Crau gehört zur Unterart *quercinus* Linnaeus, 1766.

Summary

The garden-dormouse exists in a small population in the center of the dry and nearly barren Stony Crau (France). An analysis is given of a sample of 14 specimens, 6 of which are young belonging to two litters of different age. Very old and very young skulls in the collection made it possible to calculate the growth of skull dimensions. The animal represents the subspecies *quercinus* Linnaeus, 1766.

Literatur

BAUER, K., und FESTETICS, A., (1958): Kleinsäuger der Provence. Bonn. Zool. Beitr. **9**, 103—119.
DULIC, B., und FELTEN, H., (1962): Säugetiere (Mammalia) aus Dalmatien. Senck. Biol. **43**, 417—423.
FRISCH, O. VON (1965): Beiträge zur Kenntnis der Wirbeltierfauna der Crau (Südfrankreich), Biologie und Ökologie. Bonn. Zool. Beitr. **16**, 92—126.
HAFFNER, K. VON (1941): Ergebnisse der histologischen Untersuchung der von E. MOHR beschriebenen Schwanzregenerate von Myoxiden (Bilchen). Zool. Anz. **135**, 66—75.
KAHMANN, H. (1960): Der Gartenschläfer auf der Insel Lipari (Provinz Messina), *Eliomys quercinus liparensis* n. subsp., und die Gartenschläferunterarten im Westteil des Mittelmeerraumes. Zool. Anz. **164**, 172—185.
KLINTZ, J. (1914): Experimentelle Schwanzregeneration bei Bilchen (Myoxidae) und einigen anderen Säugern. A. Entw. mech. **40**, 343—368.
KORSCHELT, E. (1927): Regeneration und Transplantation. Berlin.
MILLER, G. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. London.
MOHR, E. (1941): Schwanzverlust und Schwanzregeneration bei Nagetieren. Zool. Anz. **135**, 49—65.
STEIN, G. (1950): Über Fortpflanzungszyklus, Wurfgröße und Lebensdauer bei einigen kleinen Nagetieren. Schädlingsbekämpfung **42**, 122—131.

Anschrift der Verfasser: Dozent Dr. O. VON FRISCH, Naturhistorisches Museum, 33 Braunschweig, Pockelsstr. 10 a und Prof. Dr. H. KAHMANN, Zoologisches Institut, 8 München, Luisenstr. 14

Über „verzierte" Walroßschädel[1]

Von P. J. H. VAN BREE

Eingang des Ms. 14. 2. 1968

Im März 1941 wurden bei Ausgrabungen mitten in der Stadt Utrecht, Niederlande, zwei merkwürdige Knochen gefunden. Sie wurden von dem Finder, Herrn W. F. MODDERMAN, dem Zoologischen Museum Amsterdam geschenkt (Reg. Nr. ZMA 7696 und ZMA 7697); sie wurden später bestimmt und ausführlich beschrieben durch VAN DEINSE (1944, 119–121).

Beide Stücke schienen Vorderteile vom Rostrum eines Walroßschädels zu sein (Abb. 1). Das große Stück (größte Breite 207 mm) stammt von einem fast erwachsenen männlichen Walroß, *Odobenus rosmarus* (Linnaeus, 1758), das kleine von einem noch jungen Walroß. Das Bemerkenswerte beider Schädelteile ist wohl, daß sie bearbeitet sind, was auf dem Photo, besonders bei dem kleinen Stück, deutlich zu sehen ist. VAN DEINSE (l. c.) erwähnt zwar diese Bearbeitung, doch führt er keine Gründe dafür auf, weshalb das geschehen ist. Der Sinn dürfte ihm, gleich dem Verfasser der vorliegenden Notiz, wohl entgangen sein. Verschiedentlich hat Verf. diese Schädelteile in der Hand gehabt und sich immer gefragt, weshalb sie bearbeitet, und wie sie nach Utrecht gekommen sein könnten.

Vor einigen Jahren wurde der Schlüssel davon bei einem Besuch des Muséum d'Histoire Naturelle in La Rochelle, Frankreich, gefunden. Hier fand Verf. im Salle Clément de Lafaille, den man noch in seinem ursprünglichen Zustand belassen hat seit

[1] Prof. Dr. H. ENGEL zum 70. Geburtstag gewidmet.

der Gründung des Museums in 1782, auf einen Ständer montiert, das Rostrum mit den Eckzähnen von einem Walroß (Reg. Nr. MHNLR 418 M) (Abb. 2). Dieses Objekt wurde 1945 dem Museum La Rochelle durch die Direktion des Museums in Saintes geschenkt und stammte aus einer alten Sammlung. Wie das Photo deutlich zeigt, ist das Rostrum bearbeitet; das Nasenloch wurde herzförmig zurechtgeschnitten und verziert. Die Länge der Hauer dieses Walrosses beträgt vom Alveolenrand entlang der Krümmung gemessen 600 mm.



Abb. 1. Vorderansicht der Walroßschädelteile, die im März 1941 in Utrecht gefunden wurden (Photo: Zool. Museum Amsterdam)

Ein ähnliches Stück befindet sich in der Sammlung des Muséum d'Histoire Naturelle in Nantes (Reg. Nr. 2131: Collection d'Ostéologie). Auch hier wieder der proximale Teil vom Rostrum mit beiden Hauern, und auch hier wieder bearbeitet und mit Zierlinien versehen (Abb. 3). Die Länge der Hauer dieses Exemplars ist 334 mm. Die Herkunft auch dieses Stückes ist nicht bekannt, doch ist an Farbe und Patina der Zähne zu sehen, daß das Stück alt ist.

Abb. 2. Bearbeitetes Rostrum von *Odobenus rosmarus* in der Sammlung des Muséum d'Histoire Naturelle in La Rochelle (Photo: R. Duguy). — *Abb. 3.* Bearbeitetes Rostrum eines Walroßschädels mit Hauern in der Sammlung des Muséum d'Histoire Naturelle in Nantes (Photo: J. Baudouin-Bodin)

Nach dem Auffinden der beiden Rostren in den französischen Sammlungen war es klar, daß die Schädelfragmente aus Utrecht nicht einzigartig waren, und daß es offensichtlich Brauch war, Walroßschädel bearbeitet und verziert auszustellen. Der nächste Versuch zur Lösung des Problems war die Durchsicht von Katalogen alter Sammlungen und der Versuch, alte Abbildungen „verzierter" Schädel zu finden. Mit Hilfe der sehr ausführlichen iconographischen Angaben von ALLEN (1880) konnten die meisten Tafelwerke und Kataloge von Sammlungen und Kabinetten des 17. und 18. Jahrhunderts durchgearbeitet werden auf der Suche nach Abbildungen und/oder Berichten über verzierte Schädel, jedoch ohne Erfolg.[2] Trotzdem ist anzunehmen, daß die Schädelfragmente aus dem 17. oder 18. Jahrhundert stammen, da es in jenen Jahrhunderten Brauch war, einzelne zoologische Objekte und auch Sammlungen dem Publikum so „hübsch" wie möglich zu zeigen. So darf man die Verzierung ansehen als eine Art „scrimshaw-Arbeit", ausgeführt von der Bemannung von Schiffen, die derzeit auf Robbenjagd gingen.

Augenblicklich ist die Jagd auf Walrosse — abgesehen von vereinzelten lokalen Gruppen von Menschen — nicht mehr lukrativ. Aber früher, als die Art noch ein viel größeres Verbreitungsgebiet hatte, und als sie noch in großen Mengen vorkamen, war das ganz anders. Schon von vorgeschichtlicher Zeit ist bekannt, daß Material vom Walroß benutzt und für vielerlei Zwecke verwendet wurde (SARAUW, 1925). Die Verbreitung und Benutzung von Walroß-Elfenbein im frühen und späten Mittelalter ist ausführlich beschrieben durch TEGENGREN (1962), während Angaben über Jagd und wirtschaftliche Bedeutung in neuerer Zeit unter anderen bei ALLEN (1880), MOHR (1952) und FAY (1957) zu finden sind.

Es scheint nun die Lösung auf der Hand zu liegen. In seiner „Alphabetical List of Dutch Zoological Cabinets and Menageries" nennt ENGEL (1939) mehrere alte Sammlungen, die sich in Utrecht befanden. Die Kataloge von zweien dieser Sammlungen konnten durchgesehen werden nach „verzierten" Schädeln von *Odobenus rosmarus*, nämlich der Katalog von CHEVALIER (1707) und der von BLEULAND (1826). In keiner dieser beiden Listen kommen dergleichen Schädel vor. Trotzdem darf angenommen werden, daß die Stücke ZMA 7696 und ZMA 7697 aus einer alten zoologischen Sammlung oder aus einem Raritätenkabinet in Utrecht stammen.

Nun die Aufmerksamkeit auf derlei „verzierte" Walroßschädel gerichtet ist, besteht gute Aussicht, daß noch weitere Exemplare bekannt werden. Eine Andeutung dafür bekam Verf. schon von Dr. ERNA MOHR; sie schrieb (31. 1. 1968): „Vorhin rief ich an bei Frl. KÄTHE UMLAUFF. Sie führt die Firma J. F. G. UMLAUFF — Völkerkunde — weiter. Ich erzählte ihr von den verzierten Walroßschädeln und fragte, ob ihr mal so was begegnet sei. Sie erzählte: ‚Als ich 20 Jahre alt war, also vor 50 Jahren, hatten wir mal so ein Stück. Ich weiß nur noch, daß mein Vater es derart auffallend und wohl einmalig fand, daß wir alle hinkommen mußten in sein Museum auf St. Pauli und es uns ansehen. Wir wohnten damals noch in Klein Flottbek. Woher er es hatte und wohin es gekommen ist, weiß ich nicht. Ich weiß selbst nicht — ich hatte damals ja noch gar nichts mit diesen Dingen zu tun — ob mein Vater es damals übernommen hat.'"

Zum Schluß dieser Anmerkungen sei folgenden Persönlichkeiten herzlicher Dank für ihre Hilfe dargebracht: Frau Dr. ERNA MOHR (Hamburg), Frau J. BAUDOUIN-BODIN (Directrice des Muséum d'Histoire Naturelle in Nantes), Dr. R. DUGUY (Direk-

[2] Bei HOUTTUYN (1764:10), dem ersten, der eine gute Abbildung vom Schädel, wie auch eine Zeichnung des Baculums von *Odobenus rosmarus* veröffentlichte, findet sich die Meldung über ein Walroß als Irrgast (ein Jungtier) in der ehemaligen Zuiderzee in den Niederlanden. Ein genaues Datum gibt HOUTTUYN nicht an; er sagt „vor wenigen Jahren" (weinige jaaren geleden). Da jedoch HOUTTUYN in bezug auf die einheimischen Tiere sehr verläßlich ist, besteht keine Veranlassung, an seiner Angabe zu zweifeln. Über einen zweiten Irrgast in den Niederlanden siehe REDEKE (1927).

tor des Muséum d'Histoire Naturelle in La Rochelle), Drs. D. van den Tooren (Zoologisches Museum, Utrecht) und Drs. P. Tuijn (Artis-Bibliothek, Amsterdam).

Summary

A description is given of the sculptured rostral parts of skulls of *Odobenus rosmarus*. This kind of scrimshaw work was probably destinated for zoological collections in the 17th and 18th century or for show pieces in private houses.

Literatur

Allen, J. A. (1880): History of North American Pinnipeds, etc. (Washington-Govern. Printing Off.) I—XVI, 1—785.
Bleuland, J. (1826): Descriptio musei anatomici, etc. (Altheer — Utrecht) I—XVIII, 1—415.
Chevalier, N. (1707): Description de la Chambre de Raretez de la ville d'Utrecht, etc. I part. (Chevalier — Utrecht) 1—16, I —V, 61 pls.
Deinse, A. B. van (1943—1944): Over resten van fossiele en recente Pinnipedia, aangetroffen in Zeeland en elders (in) Nederland. Lev. Natuur **48:** 7, 84—87; **48:** 8, 97—101; **48:** 10, 119—125; **48:** 11, 133—136.
Engel, H. (1939): Alphabetical list of Dutch zoological cabinets and menageries. Bijdragen Dierkunde **27,** 247—346.
Fay, F. H. (1957): History and present status of the Pacific Walrus population. Trans. 22 North. Am. Wildlife Conference, 431—445 (nur als Sonderdruck gesehen).
Houttuyn, M. (1764): Natuurlijke historie of uitvoerige beschrijving der dieren, planten en mineraalen, volgens het samenstel van de Heer Linnaeus. (Houttuyn — Amsterdam), I: 2, I—VI, 1—504.
Mohr, E. (1952): Die Robben der europäischen Gewässer. (Monogr. Wildsäugetiere XII) (Schöps — Frankfurt/Main), 1—283, Tafeln 1—40.
Redeke, H. C. (1927): Ein Walroß in der südlichen Nordsee. Zool. Anzeiger **74,** 89—90.
Sarauw, G. (1925): Walroßpenisknochen als vorzeitliches Gerät. Stud. zur vorgesch. Archäologie, Leipzig, 51—57, 4 figs.
Tegengren, H. (1962): Valrosstanden i världshandeln. Nordenskiöldsamfundets tidskr. **22,** 1—37 (nur als Sonderdruck gesehen).

Anschrift des Verfassers: Drs. P. J. H. van Bree, Zoölogisch Museum, Plantage Middenlaan 53, Amsterdam – C., Niederlande

Cytogenetische Untersuchungen an Südamerikanischen Pardelkatzen

Von M. Geisler, A. Gropp, P. Leyhausen und B. A. Tonkin

Aus der Abteilung für Cytopathologie und Cytogenetik des Pathologischen Instituts der Universität Bonn und dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Abteilung Lorenz, Arbeitsgruppe Wuppertal

Eingang des Ms. 2. 9. 1967

Die vergleichende cytogenetische Untersuchung somatischer Zellen und die dabei ermittelten Karyotypen ergeben neue, wesentliche Erkenntnisse über Evolution, Systematik und Taxonomie der Säugetiere. Unterschiede in den Karyotypen bieten oft eine weitere Möglichkeit, Taxa sicherer gegeneinander abzugrenzen, wo andere Kriterien nicht aus-

reichen oder versagen, wenngleich die phylogenetische Bedeutung und die taxonomische „Wertigkeit" der Karyotypunterschiede noch nicht genügend geklärt sind (vgl. Dobzhansky 1965; Ohno und Atkin, 1966).

Hsu, Rearden und Luquette (1963) und Hsu und Rearden (1965) haben die Karyotypen von 10 wildlebenden Katzenarten (Löwe, Tiger, Jaguar, Leopard, Gepard, Puma, Rotluchs, Jaguarundi, Ozelot und eine als *F. wiedii* bezeichnete Tigerkatze) und der Hauskatze beschrieben. Für den Ozelot und die Tigerkatze ergab sich dabei eine diploide Chromosomenzahl von 36. Alle anderen untersuchten Arten wiesen 38 Chromosomen auf, wie dies schon Makino und Tateishi (1952) für die Hauskatze und den Löwen und außerdem für die chinesische Bengalkatze *(Prionailurus bengalensis chinensis)* festgestellt hatten.

Ergebnisse

Wir konnten ein weibliches Neugeborenes von *Leopardus wiedi* Schinz 1821 und ein männliches Neugeborenes von *Leopardus tigrinus* Schreber 1777 untersuchen, die beide kurz nach der Geburt gestorben waren. *L. wiedi* kam nur wenige Stunden nach dem Tode zur Untersuchung. Das Knochenmark ergab gute Chromosomenpräparate. *L. tigrinus* war bei der Untersuchung schon zwei Tage tot[1], konnte jedoch sorgfältig kühl gehalten werden; Fibroblastenkulturen des Zwerchfells lieferten brauchbare Teilungsfiguren.

Die Chromosomenzahl betrug in beiden Fällen 36. Die Anordnung der Karyotypen der untersuchten Metaphasen folgt den Vorschlägen einer Studiengruppe zur Nomenklatur der Felidenkaryotypen in San Juan, Puerto Rico (Hsu und Rearden, 1965).

L. wiedi (weibliches Tier) zeigt nach Analyse von 26 Metaphasen (Abb. 1a) in den Gruppen A—E Chromosomen von dem gleichen Typus wie *Felis catus*. Auch hier wies das erste Chromosomenpaar der Gruppe E am kurzen Arm auffällig große Satelliten auf. In der Gruppe F, in der bei *Felis catus* und auch anderen Feliden zwei akrozentrische Chromosomenpaare vorhanden sind, findet sich nur ein Paar akrozentrischer Chromosomen (Abb. 2).

Von *L. tigrinus* (männlich) wurden 10 Metaphasen untersucht (Abb. 1b). Gegenüber *L. wiedi* besaß dieses Tier kein akrozentrisches Chromosom der Gruppe F. An seiner Stelle war in der Gruppe der D-Chromosomen im Vergleich zu *L. wiedi* ein Chromo-

Abb. 1a und b (links und rechts). Chromosomenkomplement von *L. wiedi* (a) und *L. tigrinus* (b). Bei der Anordnung der Chromosomen ist der Vorschlag der Studiengruppe zur Nomenklatur der Felidenkaryotypen (s. Hsu und Rearden, 1965) befolgt worden

[1] Für die Überlassung danken wir Frau M. Falkena, Arnheim.

somenpaar mehr vorhanden. Die übrigen Chromosomen zeigten die gleichen Charakteristika wie bei *L. wiedi.* Das X-Chromosom ist in beiden Fällen offenbar ein mittelgroßes metazentrisches, das Y-Chromosom bei *L. tigrinus* ein sehr kleines metazentrisches Chromosom.

Von Interesse erschien die Beobachtung einer Assoziation der beiden Satellitenchromosomen der Gruppe E mehrerer Metaphasen sowohl von *L. wiedi,* wie von *L. tigrinus.* Das Phänomen einer Assoziation der satellitentragenden Chromosomen in gespreiteten somatischen Metaphasen ist beim Menschen eingehend statistisch belegt (Ferguson, Smith und Handmaker 1963). Es spiegelt wohl eine auch in Zellen nach hypotonischer Vorbehandlung erhalten bleibende funktionell bedingte Anordnung dieser Chromosomen im Interphasenkern, offenbar im Zusammenhang mit dem Nukleolus, wider. Diese Beobachtungen beim Menschen und ihre Deutung könnten daher auch für die Satelliten-Chromosomen der Feliden Wichtigkeit besitzen.

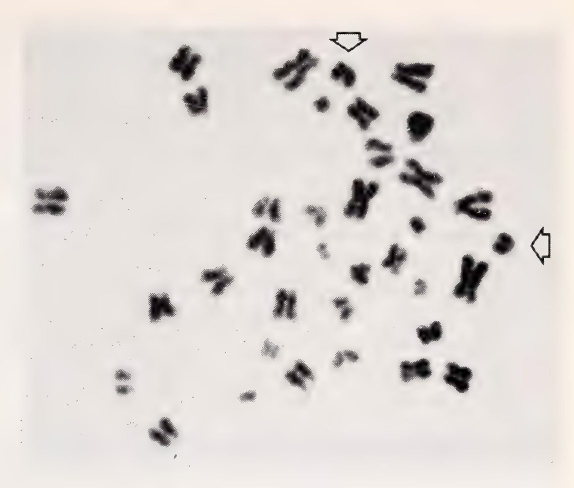


Abb. 2. Metaphasenplatte aus einer Knochenmarkdirektpräparation von *L. wiedi.* Die beiden akrozentrischen homologen Chromosomen der Gruppe F sind mit Pfeilen bezeichnet

Diskussion

Beide Pardelkatzen besitzen ein Genom mit 36 Chromosomen. Ein Unterschied zwischen den beiden Arten besteht in dem Vorhandensein eines Chromosoms der F-Gruppe bei *L. wiedi* und dem Fehlen eines solchen bei *L. tigrinus.*

Hsu u. Mitarb. (1963) vermuten, die Chromosomenzahl von 36 beim Ozelot und bei der als Margay bezeichneten Tigerkatze sei dadurch zustandegekommen, daß die bei anderen Katzen vorhandenen akrozentrischen Chromosomen der F-Gruppe durch einen Robertson'schen Fusionsmechanismus ein submetazentrisches Chromosomenpaar der C-Gruppe gebildet hätten. Diese einleuchtende Deutung bei der Chromosomenreduktion von 38 auf 36 braucht für die Gesamtheit der *„pardalis*-Gruppe" *(L. pardalis, L. wiedi* und *L. tigrinus)* nicht bezweifelt zu werden. Da jedoch bei dem von uns untersuchten *L. wiedi* ein akrozentrisches Chromosomenpaar der F-Gruppe und dafür ein D-Chromosomenpaar weniger als bei *L. tigrinus* vorhanden ist, müßte für die mit der Speciation offensichtlich verbundene Umstrukturierung (vgl. Geisler und Gropp, 1967) ein anderer Mechanismus in Betracht gezogen werden, nämlich am ehesten eine perizentrische Inversion, eine Translokation oder auch eine Deletion.

Der in der vorliegenden Untersuchung bei *L. tigrinus* gefundene Karyotyp stimmt mit jenem überein, den Hsu u. Mitarb. (1963) für *L. pardalis* und die von ihnen als *Felis wiedi* (Margay) betrachtete Tigerkatze ermittelten, insbesondere, wenn das von diesen Autoren dargestellte Karyogramm nach den Prinzipien der Chromosomennomenklatur für die Felidae (Hsu und Rearden, 1965) eingeordnet wird. *L. wiedi* unserer Untersuchung weist dagegen einen von den anderen untersuchten Feliden der *pardalis*-Gruppe abweichenden Karyotyp auf, der sich durch das Vorhandensein eines F-Chromosomenpaares auszeichnet.

Als *L. tigrinus* Schreber 1777 bezeichnen wir hier eine Art, die von anderen Autoren (z. B. Weigel, 1961) *Oncifelis (Oncilla) pardinoides* Gray 1867 benannt wurde

(Abb. 3a). Zur näheren Begründung sei auf LEYHAUSEN (1963) verwiesen. Es muß wohl angenommen werden, daß die *Felis wiedii* von HSU und Mitarb. (1963) tatsächlich ein *L. tigrinus* war.[2] *L. wiedi* Schinz 1821, fälschlich von manchen Autoren auch *tigrinus* benannt (Abb. 3b), gilt seit jeher als nächst verwandt mit dem großen Ozelot, *L. pardalis,* hauptsächlich weil sich die Fleckenmuster beider Arten weitgehend gleichen und *L. wiedi* größer als *L. tigrinus* ist und mit manchen seiner Unterarten in die Variationsbreite der kleineren *pardalis*-Unterarten hineinreicht. LEYHAUSEN (1963) wies aber schon früher kurz darauf hin, daß möglicherweise die Verwandtschaftsbeziehung von *L. tigrinus* zu *L. pardalis* direkter sei als die beider zu *L. wiedi,* der weitgehende Spezialisierungen als die beiden vorgenannten aufweist. Dies scheint nun durch den Karyotyp bestätigt zu werden, wenn auch dieses Merkmal, für sich allein genommen, nicht überbewertet werden darf.

Bedeutsam erscheint in einem übergeordneten Zusammenhang das gemeinsame Merkmal der abweichenden Chromosomenzahl der drei *Leopardus*-Arten. LEYHAUSEN (1956, 1963) hatte bereits früher aus anderen Gründen SIMPSON (1945) widersprochen, der innerhalb der Feliden außer *Panthera* und *Acinonyx* nur die Gattung *Felis* mit bestenfalls einer Reihe von Untergattungen anerkennen will. Die Gattung *Leopardus* ist von allen anderen Feliden durch Schädelmerkmale, Verhaltensweisen und Lautäußerungen (LEYHAUSEN 1963; LEYHAUSEN und FALKENA 1966) so gut abgehoben, daß dies zusammen mit der kennzeichnenden Chromosomenzahl wohl ausreichen dürfte, um sie endgültig anzuerkennen.





Abb. 3a (oben). Leopardus tigrinus ♀ „Candy"; Mutter des untersuchten Jungtieres, Gewicht ca. 1,7 kg (Photo: M. FALKENA) — *Abb. 3b (unten). Leopardus wiedi* ♀ „Bonita"; Mutter des untersuchten Jungtieres, Gewicht ca. 5,3 kg (Photo: P. LEYHAUSEN)

Als sicher zugehörig sind bisher die drei Arten *L. pardalis* Linné, 1758, *L. wiedi* Schinz, 1821, und *L. tigrinus* Schreber, 1777, anzusehen, wobei vorläufig noch die Möglichkeit offenbleiben muß, daß sich unter der Bezeichnung

[2] Herr Direktor WERLER vom Zoo in Houston/Texas, wo das Tier lebte, und Dr. HSU versuchten mit allen Mitteln, uns bei einer Neuidentifizierung des Tieres zu helfen, wofür wir herzlichen Dank sagen. Wie sich jedoch herausstellte, war es inzwischen verstorben; weder Fell noch Schädel waren aufgehoben und auch Fotografien waren nicht mehr vorhanden.

L. tigrinus mehrere, einander sehr ähnlich sehende, teilweise sympatrische Arten verbergen (LEYHAUSEN 1963.

Die Validität der Gattung *Oncifelis* Severtzow 1958 dagegen wird unsicher: Aus Schädelvergleichen könnte man schließen, daß die vorläufig noch dazu rechnenden Arten *O. geoffroyi* d'Orbigny et Gervais 1843 (Buschkatze oder Kleinfleckkatze) und *O. guigna* Molina 1810 (Chilenische Waldkatze) einander weniger nahe stehen, als jede von ihnen der Tigerkatze *L. tigrinus*. Das war der Hauptgrund, weshalb man früher *tigrinus* zur Gattung *Oncifelis* stellte. Wenn man diese nun ihres Bindegliedes berauben und *tigrinus* zu *Leopardus* einordnen muß, so scheint sich damit die Gattung *Oncifelis* aufzulösen; es wäre daher logisch befriedigend, wenn sich *geoffroyi* und *guigna* ebenfalls der Gattung *Leopardus* eingliedern ließen. Doch muß man wohl noch abwarten, ob andere Untersuchungen, darunter besonders auch Chromosomenanalysen, einen solchen Schritt rechtfertigen.[3]

Hinsichtlich der drei übrigen, monotypischen Gattungen südamerikanischer Kleinkatzen (*Herpailurus* Severtzow, 1558, Jaguarundi; *Lynchailurus* Severtzow, 1858, Pampaskatze; *Oreailurus* Cabrera, 1941, Bergkatze) sind unsere Kenntnisse noch so gering, daß keine Schlüsse möglich sind. Sie im engeren Sinne an *Felis* Linné, 1758, anzuschließen, ist unmöglich (POCOCK 1951, HALTENORTH 1953); sie unter *Leopardus* mit einzuordnen, wäre voreilig. Chromosomenuntersuchungen für die Analyse und Feststellung der Karyotypen wären ein erster Schritt zu weiterer Aufklärung. Die Verfasser richten daher die Bitte um Überlassung von Material an alle, die hierzu in der Lage sind.

Zusammenfassung

Chromosomenuntersuchungen an somatischen Zellen von einem weiblichen *L. wiedi* Schinz 1821 und einem männlichen *L. tigrinus* Schreber 1777 ergaben bei beiden die Chromosomenzahl von 36. Karyotypanalysen erwiesen insofern einen Unterschied zwischen beiden Arten, als *L. wiedi* ein akrozentrisches F-Chromosomenpaar besaß, während *L. tigrinus* statt dessen in der D-Gruppe ein metazentrisches Chromosomenpaar mehr als *L. wiedi* aufwies.

Damit wird den bisherigen Unterscheidungsmerkmalen beider Arten ein weiteres hinzugefügt; zugleich erhält *Leopardus* innerhalb der Feliden endgültig Gattungsrang.

Summary

The diploid chromosome number of both *Leopardus wiedi* Schinz 1821 and *Leopardus tigrinus* Schreber 1777 was found to be 36. An analysis of the karyotypes, however, showed *L. wiedi* to possess one pair of acrocentric F-group chromosomes, whereas *L. tigrinus* had no such chromosomes but one more pair of metacentric D-group chromosomes than *L. wiedi*.

This constitutes a further criterion by which to assess the systematic position of these two species and at the same time establishes *Leopardus* as a true genus within the family Felidae.

Literatur

DOBZHANSKY, T. (1965): Dynamik der menschlichen Evolution. Gene und Umwelt. S. Fischer, Hamburg.

FERGUSON-SMITH, M. A., and HANDMAKER, S. D. (1963): The association of satellited chromosomes with specific chromosomal regions in cultured human somatic cells. Ann. Hum. Gent. (Lond.) **27**, 143—156.

GEISLER, M., and GROPP, A. (1967): Chromosome polymorphism in the European hedgehog *Erinaceus europaeus* (Order Insectivora). Nature (Lond.) **214**, 396—397.

HALTENORTH, TH. (1953): Die Wildkatzen der alten Welt. Leipzig, Akad. Verl.-Ges.

HSU, T. C., and REARDEN, H. H. (1965): Further caryological studies on Felidae. Chromosoma (Berl.) **16**, 365—371.

[3] Wie Dr. D. WURSTER brieflich mitteilte, entspricht der Karyotyp zweier inzwischen untersuchter Exemplare von *Oncifelis geoffroyi* dem Leopardus-Typ.

HSU, T. C., REARDEN, H. H., and LUQUETTE, G. F. (1963): Karyological studies of nine species of Felidae. The American Naturalist **97**, 225—234.
LEYHAUSEN, P. (1956): Das Verhalten der Katzen (Felidae). Hdbch. Zool. VIII (Mammalia) 10, (21) 1—34.
— (1963): Über südamerikanische Pardelkatzen. Z. Tierpsychologie **20**, 627—640.
LEYHAUSEN, P., and FALKENA, M. (1966): Breeding the Brazilian Ocelot Cat in captivity. Inter. Zoo Yearbook **6**, London. 176—178.
MAKINO, S., and TATEISHI, S. (1952): A comparison of the chromosomes in the lion, Chinese leopard cat and house cat. J. Morphol. **90**, 93—102.
OHNO, S., and ATKIN, N. B. (1966): Comparative DNA values and chromosome complements of eight species of fishes. Chromosoma (Berl.) **18**, 455—466.
POCOCK, R. I. (1951): Catalogue of the genus *Felis*. Trustees of the British Museum (Nat. Hist.) London.
SIMPSON, G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. New York **85**, 1—114.
WEIGEL, I. (1961): Das Fellmuster der wildlebenden Katzenarten und der Hauskatze in vergleichender und sammesgeschichtlicher Hinsicht. Säugetierkl. Mittlgn. **9** (Sonderheft), 1—120.

Anschrift der Verfasser: Dr. M. GEISLER und Prof. A. GROPP, Pathologisches Institut der Universität Bonn, 53 Bonn, und Priv.-Doz. Dr. P. LEYHAUSEN und B. A. TONKIN, B.A., Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, 56 Wuppertal

SCHRIFTENSCHAU

EIBL-EIBESFELDT, J.: **Ethologie, die Biologie des Verhaltens.** Sonderausgabe, Handbuch d. Biologie II. Akademische Verlags-Gesellschaft Athenaion, Frankfurt 1966. 341–559. 93,– DM.

Erstmals seit dem Erscheinen von TINBERGENS „The Study of Instinct“ liegt uns mit dieser Arbeit wieder eine Art Bestandsaufnahme für das gesamte Gebiet vergleichender Verhaltensforschung vor, die nicht nur Ergebnisse aufzählt, sondern auch einen synthetischen Gesamtentwurf zur Verhaltenslehre versucht. Gleich zu Anfang sei hervorgehoben, daß Verf. nicht nur die Verbindungen zu den zoologischen und allgemeinbiologischen Nachbardisziplinen — vor allem Neuro- und Hormonphysiologie, Genetik und Haustierforschung, Systematik und Evolutionsforschung — überall aufzeigt, sondern auch diejenigen zu Psychologie, Soziologie und Völkerkunde. Erstmals für eine zusammenfassende Darstellung hat Verf. auch ausführlich die vielfältigen Wechselbeziehungen zwischen der Ökologie und dem Verhaltenssystem einer Art dargestellt. Ein so umfassender Versuch wird nicht immer den Beifall der Fachleute jener Nachbargebiete finden. Demgegenüber ist aber nachdrücklich hervorzuheben, daß von der Verhaltensforschung heute die stärksten Impulse zu einer synthetischen Gesamtschau aller biologischen Einzelerkenntnisse (einschließlich der psychologischen) ausgehen, und daß von keiner anderen Einzeldisziplin ähnliche, auf Synthese gerichtete Bestrebungen in gleichem Maße ausgehen.

In insgesamt vierzehn Einzelkapiteln bespricht Verf. die angeborenen und erworbenen bzw. erwerbbaren Anteile des Verhaltens und ihr Zusammenspiel im Einzelorganismus, in zwei weiteren Kapiteln die ontogenetische und phylogenetische Verhaltensentwicklung. Die Darstellung hält sich durchweg an den neuesten Stand der Forschung, an vielen Stellen hätte man sie allerdings im Interesse des mit dem Stoff nicht vertrauten Lesers weniger knapp gewünscht.

Die Ausstattung ist hervorragend, die zahlreichen, prachtvollen Abbildungen sind geschickt ausgewählt und tragen ganz erheblich zum Verständnis des Ganzen bei. Auf lange Zeit hinaus wird die Arbeit zur unbedingten Pflichtlektüre eines jeden gehören müssen, der sich aus welchen Gründen auch immer mit Verhaltensforschung beschäftigt. P. LEYHAUSEN, Wuppertal

Im November 1968 erscheint:

Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere

Von Prof. Dr. ROLF SIEWING

Zoologisches Institut der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg

1968 / 530 Seiten mit 1300 Abbildungen im Text und auf Tafeln
In Ganzleinen 58,— DM

Als Grundriß der Ontogenesevorgänge der Tiere folgt das Lehrbuch im Aufbau den allgemeinen Grundvorgängen der Entwicklungsgeschichte. Am Anfang stehen die Vorgänge der Primitiventwicklung (Furchung, Keimblätterbildung). Es folgen die Periode der Organdifferenzierung und die Sonderstellung der Keimzellen. Schließlich werden die hochkomplizierten Entwicklungsvorgänge, wie Metamorphose, Bildung von Embryonalhüllen und embryonaler Ernährungsorgane, dargestellt.
Durch diese Art der Gliederung kommt nicht nur die Mannigfaltigkeit der Entwicklungsvorgänge zum Ausdruck, sondern es werden auch Schematisierungen und Vergröberungen vermieden, die beim Studenten den Eindruck erwecken könnten, die Biologie ließe sich durch eine Reihe von Schemata darstellen. Zugleich wird eines der Hauptziele gefördert: einen methodisch exakten Vergleich der ontogenetischen Grundvorgänge durchzuführen, damit trotz ihrer Vielgestaltigkeit das Allgemeingültige deutlich hervortritt. Nicht zuletzt wird mit den Methoden morphologisch-embryologischen Vergleichs und den sich daraus ergebenden stammesgeschichtlichen Verknüpfungen der Phänomene vertraut gemacht.
Damit schließt das Buch eine Lücke, die seit den klassischen Lehr- und Handbüchern der Gebrüder Hertwig, E. Korschelts und K. Heiders besteht. In seine Darstellung sind — abweichend von den genannten Zusammenfassungen — Wirbellose, Wirbeltiere und der Mensch aufgenommen worden, um die engen Zusammenhänge ihrer Ontogenesevorgänge deutlich zu machen. Wegen der bei bestimmten Wirbeltieren und Wirbellosen hochinteressanten Parallelen trägt die Kenntnis beider Gruppen wechselseitig zum biologischen Verständnis allgemeiner embryologischer Vorgänge bei.
Besonderer Wert wurde auf die Illustrationen gelegt. Auf fast 200 Tafeln umfassen sie 1300 das Verständnis erleichternde Einzeldarstellungen.
Das Buch ist in erster Linie für Biologen bestimmt. Es dürfte mit großem Gewinn aber auch für Studenten der Medizin, der Veterinärmedizin und der Landwirtschaft geeignet sein. Darüber hinaus wendet sich das Buch an jeden, der in die Welt der ontogenetischen Entwicklungsvorgänge tiefer einzudringen wünscht.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

C 22209 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

33. BAND · HEFT 6

Dezember 1968



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

Dieses Heft enthält 2 Beilagen des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der [illegible], ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine [illegible] und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie [illegible] ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit [illegible]fassung in mindestens zwei Sprachen.

[illegible] direkt an die Schriftleiter: Frau Dr. Erna Mohr, Hamburg-Langenhorn 1, Krämerstieg 8 (Tel. 59 85 86), [illegible] Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchrode, [illegible]

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig z[illegible] Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiederga[illegible]lichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript bei[illegible] Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen [illegible]fassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffent[illegible] [illegible] Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag [illegible]schließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck [illegible] [illegible] fältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu [illegible] und nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesv[illegible] Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und [illegible] [illegible] die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; [illegible] Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 82,— DM zuzügl. amtl. Postgebü[illegible] Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, [illegible] unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis de[illegible] 17,10 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann b[illegible] Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
[illegible] men des Mitgliedsbeitrages.

Zur Kenntnis der Gattung *Otomys* (Otomyinae; Muridae; Rodentia). Beiträge zur Systematik, Ökologie und Biologie zentralafrikanischer Formen

Von Fritz Dieterlen

Eingang des Ms. 25. 7. 1967

I. Einleitung

Die für Afrika endemische *Otomys*, F. Cuvier (1825) ist die einzige Gattung der Otomyinae, Thomas (1896), einer Unterfamilie der Muriden.

1918 unterzog O. Thomas die Gruppe einer Revision und ermittelte noch drei Gattungen, *Otomys, Myotomys* und *Parotomys.* Bei Ellerman (1941) fällt Myotomys weg, da sie von *Otomys* nicht klar zu trennen ist. Bohmann (1953) schließlich stellt auch *Parotomys* (mit der einzigen Art *brantsi*) zu *Otomys.*

Die Otomyinae sind eine in vieler Hinsicht gut zu charakterisierende und abzugrenzende Gruppe. So besonders im Zahnbau: Die oberen Incisiven tragen wenigstens eine tiefe Längsfurche, oft zusätzlich noch eine seichtere zweite. Bei den unteren Schneidezähnen ist es ähnlich (vgl. Abb. 5a). Lage und Zahl der Furchen können eine Rolle für die Systematik spielen. Noch wichtiger sind die Molaren, von denen je drei in den Ober- und Unterkieferhälften sitzen. Sie bestehen aus transversalen Lamellen, deren Zahl jeden Zahn charakterisiert (vgl. Abb. 5b). Im Unterkiefer haben M_2 und M_3 immer je zwei und M_1 ist (mit Ausnahme von zwei Arten) aus vier Lamellen zusammengesetzt. Im Oberkiefer sind M^1 und M^2 mit drei und zwei Lamellen bei allen Arten konstant, während der stark vergrößerte M^3, der die andern beiden zusammen noch an Größe übertrifft, in der Lamellenzahl inter- und intraspezifisch variiert und dadurch große systematische Bedeutung hat. Von der Seite gesehen erinnern die Lamellen im oberen Teil an eine Reihe schräg gestellter, gleichmäßig und dicht aneinanderliegender Platten. Die Molaren sind bewurzelt. Jede Lamelle trägt entweder ein eigenes Wurzelpaar, das verschmolzen sein kann oder zwei aneinanderliegende Lamellen können ein Wurzelpaar gemeinsam haben. Ferner können z. B. die lateralen Wurzeln zweier Nachbarlamellen eines Molars verschmolzen sein, während die medialen Wurzeln selbständig geblieben sind; überdies können zwischen den Hauptwurzeln einer Lamelle noch sog. akzessorische Wurzeln stehen. Zwischen äußerer und innerer Wurzel einer Lamelle kann es Größenunterschiede geben. Die Art der Bewurzelung scheint für jeden Molar mehr oder weniger typisch zu sein, da sie mit der Lamellenzahl eng korreliert ist.

Sehr auffällig und interessant ist auch die Lage der Molarenreihen in Ober- und Unterkiefer. So stehen die Kauflächen der Molaren im Oberkiefer nicht etwa mehr oder weniger waagerecht auf denen des Unterkiefers, sondern sind in einem Winkel von mehr als 60 Grad nach außen geneigt, während die unteren Molarenreihen in einem entsprechenden Winkel zueinander nach innen geneigt sind.

Am *Schädelbau* ist die interorbitale Einschnürung auffallend, ferner die vorne sehr verbreiterten Nasalia (Abb. 1). Die Bullae haben normale Größe mit Ausnahme bei Otomys brantsi.

In *Körperbau und -proportion* ist *Otomys* gut mit dem Microtinentypus vergleichbar (Abb. 2) und besonders mit der europäischen *Arvicola terrestris.*

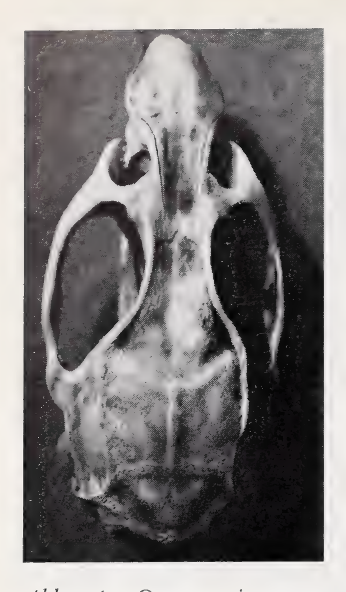


Abb. 1. Otomys irroratus, Schädel eines alten ♂

Die Kopfrumpflänge erwachsener Tiere erreicht bei kleinen Arten 130, bei großen 200 mm. Die Länge des kurzbehaarten Schwanzes macht nur die Hälfte bis zwei Drittel der Kopfrumpflänge aus. Die Ohren sind auffallend rund und groß (Ohrenmaus) und halb im Pelz versteckt. Die Vorderfüße tragen vier (+ Daumenrudiment), die Hinterfüße 5 Zehen (Abb. 3). Die Krallen sind relativ lang und kräftig. Spezialisierungen sind nicht zu erkennen. Die Körperbehaarung ist allgemein weich, wollig und dicht. Sie reicht von heller Wüsten- bis zu schwärzlicher Waldtönung. Die Färbung reicht von grau über braun bis zu rötlich. Die Zitzenformel lautet bei allen Arten 0–2 = 4 (vgl. Abb. 13).

Grob skizziert reicht die Verbreitung von *Otomys* im Süden und Osten halbkreisförmig um den Kongowaldblock herum, und zwar vom westlichen Angola bis zum oberen Uele und ins Hochland Äthiopiens, nach Süden bis zum Kap der Guten Hoffnung. Ein völlig isoliertes Vorkommen existiert auf dem Kamerungebirge. Nach Schouteden (1947) ist auch ein Vorkommen im Westkongo in der Nähe des Kongoflusses beim zweiten Grad südl. Breite anzunehmen. Bezeichnenderweise liegt dieser Ort in einem Savannengebiet, denn *Otomys* dringt nirgends in den feuchtwarmen tropischen Regenwald ein; nur einzelne Formen leben in den kühleren Bergwäldern Zentral- und Ostafrikas. Der Hauptteil lebt jedoch in offeneren Landschaften, in Savannen und Steppen, und in Süd- und Südwestafrika stellenweise sogar in Halbwüsten (Shortridge, 1934; Roberts, 1951; Bohmann, 1953). Die südafrikanischen Formen besitzen eine ziemlich große ökologische Valenz, weiter nach Norden nimmt die Bindung an bestimmte Biotope mit dichterer Vegetation zu; gleichzeitig gewinnt die Höhenlage zunehmend an Bedeutung – so ist *Otomys* in Ost- und Zentralafrika, also in Äquatornähe, nur in wenigen Gebieten unterhalb von rund 1000 m NN anzutreffen. – Als Ursache für die eigenartige, größtenteils insuläre Verbreitung der *Otomys*formen des tropischen Afrikas konnte Bohmann (1953) den pleistozänen Klimawechsel anführen. Die Feuchtphasen (oder ihre gemäßigteren Perioden) begünstigten die Einwanderung bzw. das Weiterwandern von *Otomys*formen – heutige *O. denti, typus* und *irroratus* – in Ost- und Zentralafrika. Mit der



Abb. 2. Fast adultes Tier von *O. irroratus*

Reduzierung der Pflanzendecke in den Trockenphasen wurden auch die *Otomys*populationen eingeengt und voneinander getrennt, in der Isolation konnten neue Formen entstehen. Daraus erklärt sich die Fülle der Unterarten, z. B. bei *O. irroratus* (23) und *O. typus* (11).

Am formenreichen *O. irroratus* konnte BOHMANN eine Merkmalsprogression von Süden nach Norden feststellen. So zeigt sich beim M^3 z. B. eine Zunahme der Lamellenzahl in dieser Richtung. Die *Otomys*-Arten mit den primitiveren Merkmalen, wie geringe Lamellenzahl im M^3, geringe oder nicht vorhandene Furchung der Incisivi, schmale Nasalia, sind in Südafrika häufiger; die andern Formen sind allgemein spezialisierter. Daraus und aus der Tatsache, daß Südafrika am meisten *Otomys*-Arten aufweist, folgert BOHMANN, daß die Gattung dort ihr Entstehungszentrum haben müßte.

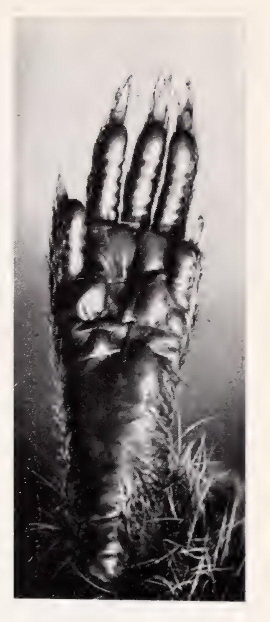


Abb. 3. Rechter Hinterfuß von *O. irroratus*. Beachte die langen Krallen

Heute existieren 11 Arten (mit insgesamt 64 Formen), von denen 7 in Südafrika verbreitet sind: 1. *O. unisulcatus* (3 Unterarten), 2. *O. slogetti* (5 Unterarten), 3. *O. littledalei* (3 Unterarten), 4. *O. brantsi* (5 Unterarten), 5. *O. tugulensis* (4 Unterarten), 6. *O. karoensis* (1 Unterart), 7. *O. laminatus* (4 Unterarten). 8. *O. anchietae* mit zwei Unterarten ist aus Angola und dem südöstlichen Tanzania bekannt[1]. 9. *O. typus* ist mit 11 Unterarten inselartig auf Berggipfeln und Hochländern Ostafrikas (+ Ruwenzori) und Äthiopiens verbreitet. 10. *O. irroratus* hat 23 Unterarten und ist über große Teile Südafrikas verbreitet, ferner, zumeist insulär, in Mocambique, Tanzania, Kenya, Uganda, im südlichsten Sudan, im östlichen und nordöstlichen Kongo und in Rwanda (vielleicht auch Burundi), in Angola und am Kamerunberg. 11. *O. denti* hat zwei Unterarten und ist in Bergwäldern entlang des zentralafrikanischen Grabens zwischen Ruwenzori und Kivusee und in einigen Waldinseln Ostafrikas verbreitet.

Diese Arbeit befaßt sich vor allem mit den beiden letztgenannten Arten *O. irroratus* und *denti*. Sie kommen in meinem Untersuchungsgebiet, der weiteren Umgebung des Kivusees vor.

Die Fritz-Thyssen-Stiftung, Köln, die Vermittlungsstelle für deutsche Wissenschaftler im Ausland, Bad Godesberg und das I.R.S.A.C. (Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Centrale) in Lwiro haben meine Untersuchungen großzügig gefördert. Ihnen sei an dieser Stelle aufrichtig gedankt.

II. Überblick über das gesamte Material

Von Mai 1963 bis Mai 1967 fingen wir insgesamt 303 Exemplare von *O. irroratus* und 79 von *O. denti*. Die Verteilung der Fänge auf Gebiete und Orte ist in Tab. 1 und Abb. 4 angegeben.

Der größere Teil (262) wurde mit Ratten-Schlagfallen erbeutet, die größtenteils mit Erdnüssen geködert waren; der kleinere Teil (120 *O. irroratus*) lebend durch Einzäunungsfang (vgl. DIETERLEN 1967 b, c). Der Erdnußköder ist für den fast ausschließlichen Grasfresser *Otomys* nur mäßig geeignet, weshalb Fallenfänge ein unsicheres Bild über die Häufigkeit und Wohndichte geben. Bei Einzäunungsfang dagegen kann die

[1] Die von LAWRENCE/LOVERIDGE (1953) als *O. barbouri* beschriebene neue Form kann möglicherweise *O. anchietae* zugeordnet werden.

Tabelle 1

Fangort	O. irror.	O. denti
Lwiro, Kulturland, 1600—1800 m	233	—
Lemera, Bergwald, rund 2200 m	1	27
Tshibati, Bergwald, rund 2000 m	4	15
Mbayo, Nähe Bergwald, 2100 m	18	12
Kahuzi, Bambuswald, Bergwald, afroalpine Zone 2300—3300 m	16	20
Uinka (Rwanda), Bergwald, 2300—2500 m	—	5
Butare (Rwanda), Kulturland, 1750 m	26	—
Uvira/Tanganyikasee, kultiv. Gebiet, rund 800 m	5	—

Ausbeute aus einem bestimmten Areal für *Otomys* nahezu als hundertprozentig angesehen werden.

Aus diesem verhältnismäßig großen Material konnte ich mir genügend systematische, ökologische und biologische Maße bzw. Daten beschaffen.

III. *Otomys irroratus* Brants, 1827

Einige ostafrikanische Formen der von Brants aufgestellten Art *irroratus* wurden von Dollman 1915 in *tropicalis* umbenannt. Bohmann (1953) konnte jedoch zeigen, daß sämtliche Formen dem weitverbreiteten „Rassenkreis" *irroratus* angehören, dessen erste Form 1827 von Brants als *Euryotus irroratus* beschrieben wurde.

Die einzige aus der weiteren Umgebung des Kivu-Gebietes bekannt gewordene Form ist O. *i. vulcanicus*, Lönnberg und Gyldenstolpe, 1925 vom Mt. Sabinio (Virunga-Vulkane), die in Anlehnung an Dollman als O. *tropicalis vulcanicus* beschrieben wurde. Dieser Form sind, wie wir noch sehen werden, auch meine Exemplare einzureihen, mit Ausnahme der in Uvira gesammelten.

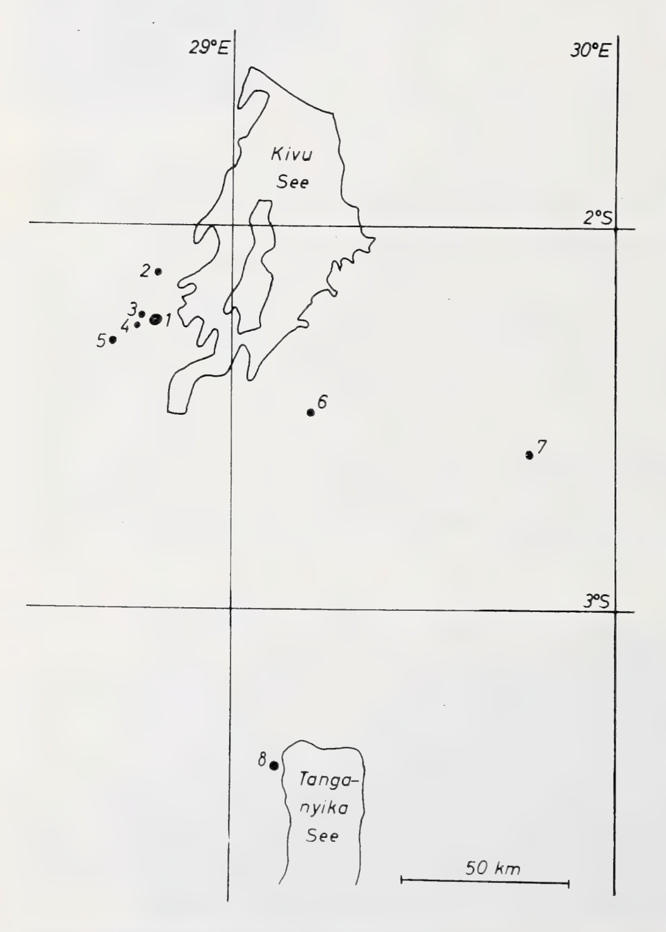


Abb. 4. Geographische Verteilung der Fanggebiete — 1 = Lwiro, 2 = Lemera, 3 = Tshibati, 4 = Mbayo, 5 = Kahuzi, 6 = Uinka/Rwanda, 7 = Butare/Rwanda, 8 = Uvira

Tabelle 2

Körper- (mm) und Schädelmaße (1/10 mm) von adulten *Otomys irroratus* von verschiedenen Fangorten
N = Anzahl der vermessenen Tiere, kursiv gedruckt Durchschnittswert, darunter Extremwerte

	KRL	SL	HFL[1]	OL	Gew. g	gr. Schädel-länge	Hirnkaps.-breite[2]	Jochbog.-breite	Interorb. breite	Molaren oben	Molaren unten
Lwiro ♂♂	n = 50 *167,7* 133—187	n = 50 *92,7* 71—107	n = 50 *32,3* 30—34	n = 50 *23,8* 20—26	n = 50 *133,2* 90—196	n = 20 *411,3* 373—450	n = 20 *164,1* *156—178*	n = 20 *200,1* *186—219*	n = 20 *47,6* 43—54	n = 20 *96,7* 92—108	n = 20 *87,6* 82—95
♀♀	n = 50 *166,0* 151—184	n = 50 *89,3* 77—107	n = 50 *31,3* 29—34	n = 50 *23,8* 22—26	n = 50 *123,1* 96—171	n = 20 *402,3* 373—414	n = 20 *160,4* 155—168	n = 20 *192,6* 180—200	n = 20 *46,3* 41—51	n = 20 *92,5* 87—98	n = 20 *87,5* 82—96
♂♂ + ♀♀ ⚥	n = 100 *166,9* 133—187	n = 100 *91,0* 71—107	n = 100 *31,8* 29—34	n = 100 *23,8* 20—26	n = 100 *128,1* 90—196	n = 40 *406,8* 373—414	n = 40 *162,2* 155—178	n = 40 *196,3* 180—219	n = 40 *46,9* 41—54	n = 40 *94,6* 87—108	n = 40 *87,5* 82—96
Kahuzi ♂♂ + ♀♀	n = 15 *162,3* 146—178	n = 13 *88,3* 78—96	n = 15 *31,7* 30—33	n = 15 *25,1* 23—27	n = 15 *113,4* 91—147	n = 6 *389,3* 372—416	n = 8 *158,0* 148—169	n = 6 *193,1* 185—209	n = 8 *41,7* 40—43	n = 6 *90,7* 87—94	n = 6 *83,4* 80—88
Butare ♂♂ + ♀♀	n = 22 *170,0* 141—195	n = 20 *86,7* 76—97	n = 21 *31,2* 29—34	n = 21 *23,3* 19—26	n = 19 *127* bis 182	n = 20 *405,0* 367—443	n = 18 *166,5* 158—177	n = 18 *196,0* 176—217	n = 19 *46,5* 44—50	—	—
Uvira ♂♂ + ♀♀	n = 4 *174,7* 165—180	n = 3 *93,0* 85—100	n = 4 *33,7* 32—35	n = 4 *25,3* 25—26	n = 4 *167* 143—196	n = 1 *454*	n = 2 *161*	n = 2 *207*	n = 2 *45*	n = 2 *101*	n = 2 *95*

[1] mit Krallen, [2] mit lateralen Cristae.

1. Merkmale und Maße von Körper und Schädel

Tabelle 2 zeigt die Körper- und Schädelmaße adulter O. *irroratus* von verschiedenen Fangorten. Daß alle vermessenen Tiere adult waren, sei ausdrücklich betont, denn in manchen Arbeiten wird dies nicht berücksichtigt und Durchschnittswerte aus Maßen adulter und nichtadulter Tiere ermittelt.

Ein Vergleich des Materials der verschiedenen Fundorte zeigt, daß die über 2000 m Höhe am Rand des Bergwaldes und nahe dem Rand des Verbreitungsgebietes der Art überhaupt gefangenen Tiere kleiner sind als die anderer Fundorte (vgl. O. *denti* S. 345), mit Ausnahme der Ohrgröße (was auch bei anderen Muriden der Fall zu sein scheint). Die Unterschiede zwischen der Lwiro- und der etwas kleineren Butare-Form sind bedeutend geringer. Obgleich aus der Gegend von Uvira/Tanganyikasee nur maximal 4 Exemplare untersucht wurden, sind diese in fast allen Maßen eindeutig größer als die anderen. Der Schädellänge nach gehören sie zu den größten *Otomys*-Formen überhaupt (vgl. Bohmann 1953), und es scheint, daß wir sie als eine andere Unterart betrachten müssen, da sie sich nicht an benachbarte Formen anschließen läßt, denn von Uvira nach Süden sind die nächsten *Otomys* erst aus dem rund 900 km entfernten Ober-Katanga bekanntgeworden (Schouteden 1947) und nach Südosten, Richtung Burundi/Tanzania ist es nicht viel anders.

Einen Vergleich der Körpermaße meiner bei Lwiro und in Rwanda gesammelten Tiere mit andern aus dem Ostkongo (Misonne 1963), Nordostkongo (Hatt 1940), Uganda (Delany 1966) und Rwanda (Misonne 1965) beschriebenen O. *irroratus* zeigt Tabelle 3.

Eine — abgesehen von den Ohrmaßen — weitgehende Übereinstimmung zwischen meinem und dem Uganda- und NO-Kongo-Material ist festzustellen, was auf enge Verwandtschaft schließen läßt. Jedoch weicht das große Material Misonnes aus dem Ostkongo, ferner sein kleineres aus Rwanda und auch das von Bohmann beträchtlich davon ab. Leider ist nicht ersichtlich, ob wirklich nur adulte Stücke verwendet wurden, denn wären subadulte Tiere, z. B. aus der 60—90-g-Gruppe dabei: (vgl. Tab. 8), so würde das die Durchschnittsmaße beträchtlich senken. — Halten wir fest, daß unter den am Kivusee, im südlichen Rwanda und in Uganda vorkommenden O. *irroratus* große Übereinstimmung besteht.

Tabelle 3

Autor	Gebiet	n =	KRL	SL	HFL[1]	OL	Gew.
Hatt	Faradje, NO-Kongo, 810 m	6	168	88	30	21	—
Misonne	Ober-Ituri	54	154,7	76,2	27,1	—	—
Delany	Uganda	32	166	89	29	22	—
Bohmann	Virungageb.	< 5	157	80	27	—	—
Misonne	NO-Rwanda	6	181,5	84,5	29,0	—	—
Dieterlen	Butare, Süd-Rwanda	22	170,0	86,7	31,2	23,3	127
Dieterlen	Lwiro	100	166,9	91,0	31,8	23,8	128

[1] Bei Misonne, Delany, Bohmann ohne Krallen gemessen.

Was die Geschlechtsunterschiede anbetrifft, so läßt sich aus dem Lwiro-Material ablesen, daß die ♂♂ in fast allen Maßen größer sind als die ♀♀, wenngleich die Unterschiede immer gering sind. — Bei der Lwiroform beträgt die Schwanzlänge 54,5 % und die Hinterfußlänge 19 % der Kopfrumpflänge.

Fellfärbung. Rücken: Die Rückenmitte ist (im Längsverlauf) die dunkelste Zone und dort überwiegen die dunkelbraunen, manchmal rötlichbraunen Haare. Nach den Körperseiten zu nehmen die Spitzen der Grannen zunehmend eine hellere ins Gelbliche gehende Färbung an. Die Unterwolle ist, ähnlich wie bei *O. denti,* glänzend grauschwarz gefärbt. Am Rücken variiert die Färbung nur äußerst wenig und zwar sowohl innerhalb der Populationen bestimmter Fangorte, wie auch geographisch. Beweise für die Glogersche Regel konnten nicht erbracht werden. Es gibt jedoch Altersunterschiede, denn jüngere Tiere sind allgemein dunkler und gleichförmiger gefärbt als adulte.

Bauch: Durch den von Stück zu Stück wechselnden Anteil hellerer (gelblicher) Grannen, die die dunkle Unterwolle überdecken, variiert die Bauchfärbung etwas mehr als die des Rückens. Zwischen lokalen Populationen scheint es Färbungsunterschiede zu geben, jedoch ohne erkennbare Richtung. In der Regel sind ältere Tiere etwas heller als jüngere.

Die Ohren sind durchweg schwach und unauffällig behaart. — Der Schwanz trägt bei *O. irroratus* kurze Borstenhaare. Sie sind dunkel an der Oberseite und hell an der Unterseite. Dadurch unterscheidet sich *irroratus* klar von *denti* (vgl. S. 346). Albinos befanden sich keine in meinem Material, hingegen beschreibt PIRLOT (1958) einen Totalalbino mit roten Augen (jedoch mit einem völlig schwarz gefärbten Jungen) aus der Gegend von Lwiro, und MISONNE (1963) erwähnt totalen oder partiellen Albinismus aus dem Gebiet westlich des Albertsees.



Abb. 5a (links). Schneidezähne von *O. irroratus vulcanicus;* die oberen tragen je eine, die unteren meist zwei Furchen — *Abb. 5b (rechts).* Die oberen Molaren. Der erste besteht aus 3, der zweite aus 2, der dritte aus 7 Lamellen

Incisiven. (Abb. 5 a) — Die Schneidezähne des Oberkiefers tragen immer nur eine deutliche etwas lateral gelegene Längsfurche, die im ganzen Untersuchungsgebiet nicht variiert. Am medialen Rand befindet sich noch eine sehr schwache längliche Eintiefung, die aber kaum als Furche zu bezeichnen ist, wie BOHMANN dies getan hat. In höchstens $^1/_3$ der Fälle ist der laterale Teil des Zahns etwas heller gefärbt als der mediale Teil. — Die unteren Incisiven tragen, ebenfalls einheitlich für das ganze Material, eine deutliche lateral gelegene Längsfurche. Häufig, besonders in Höhen über 2000 m, ist noch eine zweite, mehr medial gelegene Furche in verschiedener Tiefe vorhanden, doch ist sie immer schwächer als die laterale und manchmal auch gar nicht vorhanden. Häufig ist auch hier der laterale Teil des Zahns heller als der mediale. — BOHMANN (1953) nennt als ein Hauptmerkmal von *irroratus,* Doppelfurche im Ober- und Einzelfurche im Unterkiefer, bei unserer Form hingegen ist es genau umgekehrt, doch schränkt BOHMANN an anderer Stelle seiner Arbeit seine Behauptung wieder ein. Auf diesem Umstand werden wir noch näher eingehen müssen.

M^3 (Abb. 5b): Dieser wichtige Merkmalsträger, von dem BOHMANN (1953) für *O. irroratus* schreibt „Die Lamellenzahl des dritten oberen Molaren variiert von sechs

Tabelle 4

Lamellenzahl im M³ von adulten *O. irroratus* aus verschiedenen Fanggebieten

Fanggebiet	n =	6 Lam.	7 Lam.	8 Lam.
Lwiro, Kulturland, 1600—1800 m	70	1,3 %	94,5 %	4,2 %
westl. Lwiro, Bergwald usw. 2000—2500 m	34	—	12 %	88 %
Butare / Rwanda Kulturland, 1750 m	20	—	100 %	—
Uvira / Tanganyikasee, 800 m	4	—	100 %	—

bis sieben, ganz ausnahmsweise bis acht . . ." (womit die Form O. *i. vulcanicus* gemeint ist) wurde an 128 Tieren untersucht, siehe Tabelle 4.

Während die aus Rwanda und vom Tanganyikasee stammenden Stücke alle 7 Lamellen aufweisen, waren im Lwiromaterial 4,2 % mit 8 Lamellen zu finden. Ein Stück hat links 7, rechts 8 Lamellen, bei dem einen Exemplar mit sechs Lamellen ist die siebente nur in einem winzigen Ansatz angelegt. Interessant ist, daß das 8-Lamellen-Merkmal schon wenige Kilometer westlich der Kultursavanne am Bergwald, der Verbreitungsgrenze der Art, sprunghaft auf 88 % zunimmt. Drei der fünf von BOHMANN untersuchten O. *i. vulcanicus* hatten ebenfalls acht Lamellen. Sie stammen aus dem Virungavulkangebiet nördlich des Kivusees. Die achte Lamelle ist bei meinem Material nicht immer vollständig ausgebildet, jedoch klar von der siebenten zu trennen.

Es ist sicher, daß die in den Fangorten Tshibati und Mbayo in etwa 2000 m Höhe und am Rand des Bergwaldes lebenden *irroratus*-Populationen durch kein Hindernis von den tiefer lebenden Populationen getrennt sind und doch steigt der Anteil des 8-Lamellen-Merkmals von unten nach oben von 4 % auf fast 90 % an. Bei den in den Bambuswäldern (2300 m) oder der Gipfelregion (3300 m) des Mt. Kahuzi lebenden *irroratus* dagegen, die auch zu rund 90 % dieses Merkmal besitzen, ist eine kontinuierliche (zeitlich und topographisch) Verbindung zum tiefer gelegenen Hauptverbreitungsgebiet immerhin fraglich (siehe Abschnitt Ökologie). Mit BOHMANN müssen wir vorerst annehmen, daß in solchen, am Rand des Verbreitungsgebietes der Art lebenden Populationen neue Mutationen eher einen positiven Selektionswert haben können als in andern, an ihre Umgebung längst angepaßten Populationen, wie das in der Umgebung von Lwiro der Fall ist. Warum nun acht Lamellen im M³ einen höheren Anpassungswert an die Bedingungen der höheren Lagen besitzen sollen als sieben, wissen wir nicht. Doch kennen wir bisher erst diese Abwandlung und können nicht sagen, ob sie mit andern gekoppelt ist.

Mit dieser Merkmalsprogression im M³ geht auch eine solche im I_1 einher, denn die Doppelfurche, die im Lwiro-Material etwa nur bei 50 % vorhanden ist, ist hier bei allen Fängen nachzuweisen. Damit hat unsere Form, die wir O. *irroratus* einordnen konnten, ein Merkmal erlangt, das von BOHMANN (1953) als Hauptcharakteristikum für die Art O. *typus* beschrieben wird: „Die unteren Incisiven besitzen zwei meist tiefe Längsfurchen, ein Merkmal, das diesen Rassenkreis sehr deutlich von den übrigen *Otomys*-Formen unterscheidet" (S. 40). Einschränkend fährt er fort: „Aber dieses Merkmal ist nicht durchgehend, bei einigen Rassen ist die zweite Furche so schwach angedeutet, daß die Incisiven denjenigen von O. *irroratus* sehr ähnlich sind, zumal auch hier Andeutungen einer zweiten Furche vorhanden sein können". Daß die zweite Furche nicht nur angedeutet ist, zeigt mein Material klar. — BOHMANN kam im Verlauf seiner Arbeit über diesen wichtigen Punkt selbst vermehrt in Zweifel und so schreibt er S. 60: „. . . untersuchte ich auch [nach dem *typus*-Material] das *irroratus*-Material noch einmal und fand auch hier bei sehr alten Exemplaren eine ganz schwache Auskehlung auf der medialen Zahnhälfte von I_1. Daß die Feststellung nicht ohne Bedeutung sein

konnte, liegt auf der Hand. Hier sei zunächst folgendes festgehalten: Die Formen, die trotz vieler Alternative zu der Art *O. typus* zusammengefaßt wurden, müssen auf Grund der Art der Furchung der unteren Incisiven in engerer Beziehung zu dem Rassenkreis *O. irroratus* stehen." — Im M^3-Merkmal unterscheiden sich *O. irroratus* (6—8 Lamellen) und *O. typus* (6—9 Lamellen) nicht eindeutig und ebenso nicht in manchen Schädel- und Fellfärbungsmerkmalen, die Bohmann zitiert.

Es ist Bohmann also nicht gelungen, die Arten *O. typus* und *O. irroratus* in den Zahnmerkmalen klar zu trennen. Nun wollen wir noch prüfen, wie groß die Unterschiede aus den verfügbaren Körpermaßen sind. Aus Tabelle 5 ersehen wir, daß die als *typus* angesehene Form in der Kopfrumpflänge allgemein, wenngleich um ein geringes, kleiner ist. Ein recht bemerkenswerter Unterschied besteht jedoch in der Länge des Hinterfußes der besonders beim Uganda-Material Delanys auffällig ist: HFL von *irroratus* 3,5 mm länger als bei *typus;* aber auch bei den *Otomys* vom Ruwenzorigebiet mit 2,5 mm Unterschied.

Tabelle 5

Vergleich der Körpermaße aller Formen (Bohmann) von *O. irroratus* und *O. typus* bzw. von Formen aus bestimmten Gebieten (Misonne: Ruwenzori; Delany: Uganda)

Autor	Art	Unterart	n =	KRL	SL	HFL	OL
	irroratus		?	134—201	70—112	26—36	—
Bohmann		*vulcanicus*	?	157	80	27	—
	typus		?	120—182	50—100	26,5—30,5	—
		dartmouthi	?	150	93	26,5	—
Misonne	*irroratus*		54	154,7	76,2	27,2	—
	typus						
		dartmouthi	42	142,1	72,9	24,7	—
Delany	*irroratus*		32	166	89	29	22
	typus		8	141	86	25,5	24

Auch Misonne und Delany stellen fest, wie gering die Unterschiede zwischen beiden Formen sind, abgesehen offenbar vom Zahnbau, dessen typische Hauptmerkmale sich jedoch bei meinem Material verwischen. — Hatt (1940) hat sogar in *O. dartmouthi* (= *O. typus dartmouthi)* Formen vom Edwardsee aus 1000 m Höhe mit solchen aus den hohen Bergen westlich der Ruzizi-Ebene (nördl. Tanganyikasee) aus 2500 m Höhe vereinigt, was nach Bohmann (1953) absolut unmöglich ist, da *O. typus* als Hochgebirgsform nie unter 2000 m vorkommt. Ein weiteres Beispiel, das *O. typus* als Art in Frage stellt.

So kann nach der Revision der morphologischen Merkmale eine Gültigkeit der beiden Arten *O. irroratus* und *typus* vorerst nur in Zweifel gezogen werden. Weitere Vergleiche sollen im folgenden Kapitel angestellt werden.

2. Verbreitung und Ökologie

Bohmann (1953) charakterisiert Verbreitung und ökologische Ansprüche von *O. irroratus* als gebunden an subtropisches feuchtes Klima bei üppiger Vegetationsdecke. Dies trifft besonders für Teile Südafrikas und für die hochgelegenen Gebiete von Ost- und Zentralafrika zu. Gegen den Äquator hin folgt die Art (nach Bohmann) dem unteren

Rand der montanen Urwälder und ist „ähnlich wie O. *denti* an die Urwaldränder gebunden.“ Diese Aussage ist insofern irreführend, als O. *denti* im Wald selbst vorkommt und nicht nur an Waldrändern, und daß O. *irroratus,* für den der primäre Urwaldrand allgemein die Biotopgrenze darstellt, auch weit entfernt von Waldrändern zu finden ist. Besser sagt man, jedenfalls für Ost- und Zentralafrika, daß die Biotope dieser Form sich unterhalb der Waldgrenze befinden und sich in der Regel soweit abwärts (d. h. in tiefer gelegene Gebiete, die meist weniger Niederschläge erhalten) erstrekken, als eine ausreichende Vegetationsdecke vorhanden ist. Um die Charakterisierung weiter zu verbessern, müssen wir hinzufügen, daß O. *irroratus* auch oberhalb der Waldgrenze vorkommt (s. unten), ferner, daß er in den Biotopen unterhalb des Bergwaldes, die sein Hauptverbreitungsgebiet sind, wohl nur dort vorkommt, wo für ihn als Grasfresser das ganze Jahr hindurch genügend Nahrung verfügbar ist. Das schließt nicht aus, daß er Gelände bewohnt, welches er in Trockenzeiten verlassen muß, doch müssen dann Zufluchtbiotope vorhanden sein.

Nun soll näher auf die Verbreitung in den Höhenlagen eingegangen werden, Nach Bohmanns Aussagen könnte man schließen, daß die *irroratus*-Formen des tropischen Afrika auf Hochländer, ca. ab 1500 m Meereshöhe beschränkt sind, doch nur maximal 2600 m erreichen. Wir müssen jedoch die Grenzen nach unten und oben stark ausdehnen, denn die Form O. *irroratus faradjius* vom oberen Uele stammt aus einem 810 m hoch gelegenen Gebiet (Faradje) (Hatt 1940), und meine in Uvira/Tanganyikasee gefangenen Stücke lebten in 800 m Meereshöhe. Was die obere Verbreitungsgrenze anbetrifft, so wurde die Form O. *i. burtoni* am Kamerunberg in 3600 m Höhe gefangen (Eisentraut 1957) und ein Skelett in über 4000 m dort gefunden (Eisentraut 1963). Vom Kenya-Berg und vom Kilimandjaro liegen Stücke aus 3500 bzw. 3700 m Höhe vor, und ich selbst fing ein Exemplar, das klar *irroratus* einzuordnen ist, auf dem Gipfel des Kahuzi in 3300 m Höhe.

Dadurch ist die höhenmäßige Verbreitung von O. *irroratus* und *typus* nicht mehr zu trennen, denn *typus* wird aus Gebieten zwischen 2000 und 4000 m beschrieben (Bohmann 1953).

Die Eigenständigkeit von O. *typus* ist in den morphologischen und ökologischen Eigenschaften sehr zweifelhaft geworden. Ob es diese Art dennoch gibt, z. B. aus ausgesprochen isolierte Form auf älteren Gebirgen (Rückzugsform der ersten Einwanderungswelle nach Bohmann) und daß sie dort (Kilimandjaro, Kenyaberg) von den jeweiligen O. *irroratus*-Formen zu unterscheiden ist, das müßte nachgeprüft werden. Dann aber müßten die Unterschiede neu definiert werden.

O. *irroratus* könnte, da er später von Süden her einwanderte und ökologisch besser angepaßt war als der mögliche O. *typus,* auch die jungen Gebirge, wie z. B. die Kivu-Gegend besiedelt und dort Formen ausgebildet haben, die von O. *typus* (aus andern Gebieten) nach den bisher bekannten Merkmalen nicht mehr zu trennen sind. Das aber würde bedeuten, daß sich aus ursprünglich getrennten Formen wieder gleichartige entwickelt hätten.

a. Ökologische Ansprüche

Welche Biotope sind nun innerhalb der vertikalen Grenzen der Art von ihr besetzt und welche Gemeinsamkeiten weisen sie auf.

O. *irroratus* ist, wie schon erwähnt, überwiegend ein Grasfresser, der auf frische saftige Nahrung angewiesen ist, ferner auf den Schutz möglichst dicht stehender üppiger Gräser. Deshalb wird er Biotope meiden, bzw. dort nicht in größerer Zahl vorkommen, wo dichte Grasbestände fehlen bzw. rar sind, also in primärem Wald, in grasarmen Pflanzungen (z. B. Bananen), in trockenen Savannen, egal, ob die Trockenheit durch den Boden oder jahreszeitlich oder durch beides bedingt ist. Und er wird gehäuft in dichten, saftigen Grasbeständen zu finden sein, z. B. in Wiesen und feuchten Weiden,



Abb. 6. Biotope von *O. irroratus — a (links):* typischer ruandesisches Tal (bei Butare) mit Bataten- und Bohnenkulturen — *b (oben rechts):* Der Mt. Kahuzi (3308 m) mit seinen ausgedehnten Bambuswäldern (helle Zone); im Mittelgrund unten montaner Galeriewald; die dunkle Zone in der Gipfelregion ist subalpine Vegetation, besonders Baumheidekraut — *c (unten rechts): Otomys*-Fangort im Filz dichter Moos-Gras-Vegetation am Kahuzigipfel

am Rande vom Sümpfen und Flüssen, in Elefantengras *(Pennisetum purpureum)*, in sog. montanem Grasland und schließlich auch in lichten, bzw. gelichteten Wäldern unterschiedlicher Höhenlagen.

Auf die *Otomys*-Biotope des Gebietes um Lwiro wird noch näher eingegangen. Die Fangorte aller übrigen Gebiete waren überwiegend durch dichten grasigen Bewuchs ausgezeichnet, so Uvira und Butare, wo *Otomys* zahlreich in den für Rwanda so typischen Tallagen vertreten war, wo im Bereich hohen Grundwassers dichte Vegetation bestehen kann und Bataten, Bohnen usw. angepflanzt werden (Abb. 6a). — In den hochgelegenen Gebieten fingen wir *Otomys* in reinem Grasland (Tshibati), in lichtem Sekundärwald mit den charakteristischen Bäumen *Hagenia abyssinica* und *Neoboutonia macrocalyx* (Tshibati, Kahuzi), in grasigen Zypressenkulturen (Mbayo), im Bambuswald (Kahuzi) (Abb. 6b) und schließlich in der alpinen dichten Gras-Moos-Vegetation auf dem Gipfel des Kahuzi (Abb. 6c). Ein Exemplar erbeuteten wir allerdings in einer Schlucht mitten im Bergurwald (Lemera). Dieser Fang ist besonders wichtig, da er zeigt, daß *O. irroratus* den Bergwald überhaupt betritt und sich dort zumindest kürzere Zeit halten kann. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß die auf den hohen Bergen Ost- und Zentralafrikas lebenden *irroratus* selbst auf dem Wege der Durchquerung der solche Berge umgebenden Kränze von Wäldern, nach oben in die subalpinen Lagen gelangt sind. Indessen gibt es in diesen Wäldern wohl immer wieder Zonen, welche verhältnismäßig durchlässig sind, sei es an steilen Hängen, wo sich hohe Bäume nicht halten können oder sei es durch andere Eigenschaften des Untergrundes oder durch exogene Einflüsse, wie Brände, bedingte Lichtungen, in denen sich grasige

Vegetation breit gemacht hat. Gibt es an solchen Gebirgen, wie z. B. am Kahuzi und Kenyaberg, noch ausgedehnte Bambuswälder, welche echter Lebensraum von *irroratus* sind, so muß die Art überhaupt keine ungünstigen Gebiete durchqueren, um über die Baumgrenze zu gelangen.

Mit dieser Erörterung soll betont werden, daß *irroratus*-Populationen, die oberhalb der Baumgrenze leben, zumindest zeit- und stellenweise die Möglichkeit zum Kontakt mit tiefer lebenden Populationen haben, was natürlich nicht ausschließt, daß die weiter oben lebenden bereits morphologische Abwandlungen aufweisen.

Genauer sollen nun die *Otomys*-Biotope aus der Umgebung von Lwiro geschildert werden, wo der Hauptteil der Fänge erbeutet wurde. — Aus diesem 1600 bis 1800 m hoch gelegenen früher bewaldet gewesenen Gebiet ist längst eine Art Kultursavanne geworden, dicht bebaut und besiedelt. Das Klima ist gemäßigt und bereits als subtropisch zu bezeichnen. Das langjährige Niederschlagsmittel liegt bei 1700 m, die mittlere Jahrestemperatur bei 18,5° C. Die Temperaturschwankungen von Monat zu Monat sind gering, die wechselnden Niederschläge dagegen fallen periodisch. Grob skizziert hat das Gebiet eine 7 bis 8 Monate dauernde Niederschlagsperiode (September bis Mai), zwei Übergangszeiten (Mai und September) und eine dreimonatige Trockenzeit (Juni bis August). — Die wichtigsten Nahrungspflanzen werden, abgesehen von der Banane, sehr gemischt und in kleinen Parzellen angebaut. Es sind dies vor allem Hirse, Bohnen, Maniok, Mais und Bataten. In für den Ackerbau wenig geeigneten Gebieten breiten sich Grasland, Sekundärbusch und Sümpfe aus.

Otomys ist in diesen Biotopen überall zu finden, sofern genügend frisches Gras zur Verfügung steht.

Das Vorkommen der Form im Anbaugebiet wurde genauer untersucht. Es sind jedoch nicht die Felder selbst, in denen *Otomys* und auch die andern Muriden vorkommen, sondern die meist streifenförmigen dichtbewachsenen Gelände, die zwischen den Feldern liegen, sog. Zwischenfeldstücke. In ihnen können zwei häufige Biotope unterschieden werden. Es sind dies *Pennisetum-purpureum-Biotope*, also Gebiete, in denen Elefantengras stark überwiegt und Sträucher oder kleinere Bäume beigemischt sind. Charakterpflanzen sind außer *Pennisetum* noch *Acanthus arboreus*, *Abutilon*, *Kosteletzkya* und hohe Gräser wie *Hyparrhenia cymbaica*. Im dichten Elefantengras herrscht besonders im Halbdunkel der Bodenzone eine hohe Luftfeuchtigkeit, die sich, begünstigt durch Mulm und die feuchtigkeitshaltenden Wurzelstöcke, selbst in der Trockenzeit lange erhalten kann. Einen gewissen Gegensatz dazu bildet der trockenere *Grasbusch* (Abb. 7). Es sind Stücke, die auf trockenerem und/oder weniger gutem Boden häufig sind. Von ihnen gibt es bedeutend mehr Varianten als von den botanisch ärmeren Elefantengrasbeständen. So existieren größere Flächen, die z. B. durch *Bidens pilosa*, *Erigeron floribundus*, *Rubus*, *Leonotis*, *Guizotia scabra*, *Panicum*, *Hyparrhenia cymbaica*, *Melinis minutiflora*, *Cynodon dactylon*, *Abutilon*, *Kosteletzkya* charakterisiert sind. An



Abb. 7. Otomys-Biotope in grasigem Sekundärbusch bei Lwiro

andern Plätzen kann wieder eine niedere, dicht wachsende Grasart vorherrschen, z. B. die für *Otomys* wichtige *Melinis minutiflora* oder *Cynodon dactylon*. Werden solche Stücke nicht geschnitten, so wird im Laufe der Zeit ein Sekundärbusch daraus, d. h. es kommen Sträucher und Bäume (z. B. *Erythrina, Bridelia* und *Albizzia)* hoch. Wo nicht dichter Graswuchs herrscht, ist die Bodenzone viel lichter und bedeutend trokkener als in Elefantengrasbeständen.

b. Anteil von Otomys an den Muridenpopulationen

In diesen Zwischenfeldstücken kommt *Otomys* neben mindestens 12 weiteren Muridenarten (vgl. Dieterlen 1967 b) oft auf relativ kleinem Raum vor. Mehr als 3000 Kleinsäugerfänge — erbeutet durch zwei verschiedene Fangmethoden unterschiedlicher Selektivität (Dieterlen 1967 b, c) wurden aus diesen Biotopen ökologisch ausgewertet und deren Anteil der einzelnen Formen nach sorgfältigem Vergleich geschätzt.

Es muß hier betont werden, daß es sehr schwierig ist, Schlüsse aus Fallenfängen von *Otomys* zu ziehen, denn diese Art ist fast ausschließlich Grasfresser, und Köder und Falle vermögen nur zeit- und stellenweise seine Neugier anzusprechen. Deshalb ist die Art in Fallenfängen sicher immer beträchtlich unter ihrem tatsächlichen Anteil an der Muridenfauna vertreten. Die meisten Muriden haben eine Vorliebe für die verschiedenen Köder besonders z. B. für den Universalköder Erdnuß.

Nach den oben genannten Schätzungen entfallen auf *O. irroratus* in *Pennisetum*-Gebieten 4 %. Die Art liegt hier erst ungefähr an achter Stelle der vorkommenden Muriden. In Grasbuschgebieten dagegen liegt sie mit 11 % Anteil an 4. Stelle. Häufiger sind dort nur noch *Leggada (triton und minutoides), Lophuromys aquilus* und *Lemniscomys striatus*. Voraussetzung für ein gehäuftes Vorkommen scheint dichter Graswuchs zu sein, z. B. von *Cynodon* oder *Melinis*. Es gibt Biotope, wo *Otomys* die häufigste Kleinsäugerart ist. Bei einer Einzäunungsfangaktion im März 65 bei der ein 1220 qm großes Zwischenfeldstück völlig leergefangen wurde, erbeuteten wir 24 *Otomys irroratus* mit einem Anteil von 32 %. Von außen machte dieses Stück niederen Sekundärbuschs einen verhältnismäßig trockenen Eindruck, doch war ein großer Teil des Bodens von einem dichten Filz von *Melinis minutiflora* bedeckt, der die Feuchtigkeit gut hielt, und darin hielt sich die Otomys-Population auf.

Genauere Erhebungen über den Kleinsäugeranteil machte ich auch am Rand von Sümpfen. Diese artenreichen Biotope können bis zu 13 Nager- und 7 Insektivorenarten beherbergen und *Otomys* ist mit 7 % dort gut vertreten. In Sümpfen selbst, wo der Grundwasserstand in oder über Bodenniveau steht, ist *Otomys* aber nicht oder schwach vertreten. — Da trockenere Gebiete mit ausreichendem Graswuchs ebenso stark oder dichter von *Otomys* besiedelt sind, kann die Art (im Gegensatz zu Südafrika s. unten) in unserm Gebiet keineswegs als Nähe der Sümpfe oder gar Sümpfe selbst bevorzugend bezeichnet werden. Die Niederschlags- und Vegetationsverhältnisse sind fast das ganze Jahr über so günstig, daß sich Biotope mit dichtem, feuchtigkeitshaltendem Graswuchs weitgehend erhalten können oder wenigstens allenthalben vertreten sind.

Diese Vorliebe für Biotope mit saftiger, gramineenreicher Pflanzendecke ist für *irroratus* im ganzen Verbreitungsgebiet typisch. So bewohnt die Form *burtoni* montanes Grasland oberhalb der Baumgrenze am Kamerunberg (Eisentraut 1963); in Angola wohnt die Art „in Wassernähe“ (Monard 1935), in Kenya in sumpfigen Niederungen (Heisch, Grainger, d' Souza 1953), in Zambia in Sümpfen und feuchten Schilfgebieten (Ansell 1960), und in Süd- und Südwestafrika sind die Biotope allgemein feucht, grasig und in der Nähe von Sümpfen und Flüssen (Roberts 1951, Shortridge 1934). Da in den meisten dieser Gebiete eine *Otomys* entsprechende Pflanzendecke nur in der Nähe von Wasser vorhanden ist, konnten sich englische und französische Bezeichnungen wie Swamp Rats oder Rats de marais à queue courte einbür-

gern. Jedoch treffen sie für unsere und viele andere Regionen nicht zu, wie auch Misonne (1963) und Delany (1966) betonen und sind überdies irreführend. Ein Beispiel für viele, wie schwierig es ist, einen zutreffenden Namen zu finden, der paßt, egal, ob er nun in den ökologischen oder morphologischen Bereich geht oder in beides, wie bei Hatt (1940), der *O. irroratus* Short-tailed Meadow-Mouse nennt, wobei „mouse" allerdings durch „rat" ersetzt werden sollte und „meadow" zu sehr verbindlich ist. Auch die Bezeichnung Groove-toothed Rats ist nicht gut, da auch z. B. die Gattung *Pelomys* gefurchte Incisivi besitzt. Im Hinblick auf die außergewöhnliche Lamellenstruktur der Molaren lautet mein Vorschlag zur Benennung der Gattung *Otomys* auf „Afrikanische Lamellenzahnratte", bzw. „African Laminae-toothed Rat", bzw. "Rat d'Afrique à dent de lamelles". Den wissenschaftlichen Gattungsnamen einfach in Ohrenmaus oder -ratte zu übersetzen, halte ich für ungünstig, da er Erwartungen auf besondere Ohrformen oder -größen hervorruft, die es gar nicht gibt.

O. irroratus, typus (falls es ihn geben sollte) und *denti* sind, wie wir noch sehen werden, die Formen der Gattung, die am meisten dichte Vegetation lieben. Ähnliche Lebensräume wie *irroratus* besiedeln in Südafrika die Arten *O. karoensis, tugulensis* und *laminatus,* sowie *anchietae* in Angola. Einen Schritt weiter in offene Landschaft geht *O. unisulcatus,* der felsige Buschvegetation des Hochlandes vom südlichen Südafrika bewohnt. Auch *O. slogetti* bewohnt in Südafrika offene Gebiete. Im gleichen Hochland wie *unisulcatus* nimmt *O. brantsi* ganz offene vegetationsarme Biotope ein, und *O. littledalei* schließlich lebt in der spärlichsten und trockensten Vegetation des Salzbusches von Südwestafrika.

c. Verhalten im Biotop

Struktur des Aktionsraums. Im dichten, verfilzten Gras als Optimalbiotop ist *Otomys* rasch an den typischen Laufgängen und Tunneln (Abb. 8) zu erkennen, nicht jedoch im dickhalmigen bis zu 6 m hohen Elefantengras, wo es nicht nötig und möglich ist, solche Gänge zu schneiden. Die Gänge verlaufen z. T. direkt auf der Erdoberfläche, z. T. gehen sie auch über schräg wachsende Gräser hinweg, besonders in dichter Vegetation und dort sind dann die ganz von Gras umgebenen Tunnels häufig. Von oben sind die regellos verlaufenden Gänge kaum einzusehen, da sich die Gräser über ihnen schließen. Dies ist für die Sicherheit natürlich sehr wesentlich. Da sich die Gänge lange halten können, also langsam zuwachsen, kann ihre Anzahl eine höhere Wohndichte vortäuschen als wirklich vorhanden. Im größeren Teil der Gänge findet man keine abgeschnittenen Gräser, sie sind einfach durch häufiges Hin- und Herwechseln entstanden, doch



Abb. 8 (links). Laufgänge von *Otomys* im Gras *Cynodon dactylon* — *Abb. 9 (rechts).* Fraß- und Kotstelle in jungem *Pennisetum purpureum* (Elefantengras)

trifft man häufig auf Stellen, wo 10 oder 15 abgebissene Gräser parallel nebeneinander im Längsverlauf des Ganges liegen, was besonders auffällt, wenn sie frisch sind. Die Bedeutung dieses Verhaltens konnte ich nicht ermitteln. Jedenfalls unterscheiden sich solche Stellen von den Fraßplätzen, die ebenfalls häufig vorzufinden sind. Dort sind die Grasstengel in ca. 20 drei bis fünf cm lange Stücke kupiert und liegen richtungslos herum, bilden zusammen jedoch ein Häufchen, welches meist zusammengedrückt und mit Kotwürstchen garniert ist, ein Zeichen dafür, daß die Tiere offenbar lange gesessen und gefressen haben. Abb. 9 zeigt eine Fraßstelle im schwerer zu hantierenden Elefantengras. Die angefressenen Stengel sind fast immer jüngere Sprosse oder saftige Basisteile von größeren Halmen. Daß von Halmen Stücke abgeschnitten werden und nicht nur der ganze Halm einfach von unten bzw. oben her, wo er gerade am besten schmeckt, angefressen wird, mag mit der bequemeren Freßhaltung und besseren Hantierung des Stückes zusammenhängen. Warum so häufig dann Stücke von 3 bis 5 cm übrig bleiben und nicht einfach aufgefressen werden, könnte mit der rasch nachlassenden Güte des Grases zu erklären sein. — *Otomys* kann übrigens einhändig fressen, wie auf Abb. 10 zu sehen ist, tut es aber nur manchmal. Die Freiheit der Hände geht so weit, daß in jeder ein Stück Grasstengel gehalten und diese unabhängig voneinander zum Mund geführt werden können. — Öfters findet man auch zusammengedrücktes Gras, das nicht abgebissen ist und Kot dabei; wahrscheinlich wurden solche Stellen vorübergehend als „Nest" benützt. Echter Nestbau scheint bei *Otomys* verkümmert oder nur unter bestimmten Bedingungen noch aufzutreten (vgl. unten S. 343). Seltener findet man Kotanhäufungen mit 100—300 Stücken, am häufigsten dagegen sind Stellen mit 10—50 Würstchen. Kot ist auch verstreut in den Gängen zu finden.



Abb. 10. Einhändiges Halten beim Fressen eines Grashalmes. Muttertier mit Jungen

In solchen Grasdschungeln lassen Gänge, Kot und „Nester" eindeutig auf ein oberirdisches Leben schließen, zumal da wir in typischen *Otomys*biotopen nur relativ wenig Erdlöcher fanden und nur wenig Tiere aus solchen Bauten herausholen mußten. Bauten anlegen, wofür er als Wühlmaustyp bestens geeignet ist, oder schon bestehende benützen, tut *irroratus* offenbar nur, wo dies nötig ist, z. B. in stärker gelichteter Vegetation. Allgemein leben übrigens alle Muriden unserer Region mehr oder weniger oberirdisch (vgl. Dieterlen 1967 b).

Manche Tiere, auch ♀♀ mit Jungen, holten wir bei Einzäunungsfängen aus z. T. langen Erd-



Abb. 11. Schlupfloch eines *Otomys*-Baues

gängen heraus. Bei solchen Bauten kommt fast nur *Otomys* als Bewohner in Frage, denn die Labyrinthe der Maulwurfsratte *Tachyoryctes ruandae* (Rhizomyidae) sehen anders aus. Wahrscheinlich hat nicht nur ein Tier solche bis zu 1,30 m tiefe und verzweigte Gänge angelegt, sondern mehrere zu verschiedenen Zeiten bei Bedarf, etwa in Perioden reduzierter Vegetation. Wir gruben mehrere Bauten aus und fanden immer mehrere Aus- bzw. Eingänge (Abb. 11). Am Schlupfloch geht es meist steil hinein und erst nach 30 bis 50 cm wird der Verlauf des Ganges flacher, oft liegt hier eine kleine Höhle. Ein Bau mit drei Eingängen hatte unter jedem eine solche Erweiterung. Die Art, wie es dann weitergeht, scheint mehr oder weniger zufällig zu sein. Es können weitere Höhlen auftreten, so im Gangverlauf, an einem blinden Ende oder an Stellen, wo sich mehrere Gänge treffen. Wir fanden in den Höhlen Grasreste, doch nie echte Nester, die der Größe von *Otomys* entsprochen hätten. Es scheint, als dienten die Bauten meist nur als Zuflucht.

Da allgemein keine echten *Otomys*nester gefunden wurden und auch die in Käfigen gehaltenen keine bauten, ist anzunehmen, daß *irroratus* auf relativ kleinem Raum ein Nomadenleben führt und mal hier mal da ruht oder frißt oder beides tut.

Laufgänge und -tunnels beschreibt Eisentraut vom Kamerunberg, Shortridge (1934) vom Okavango-Gebiet, wo die Art keine Erdbauten anlegt und Roberts (1951) von den südafrikanischen *irroratus,* die jedoch manchmal auch Erdbauten graben. In der östlichen Kapprovinz leben *irroratus* an Flußufern sogar in Krabbenlöchern (Shortridge 1934). Frechkop (1943) zeigt ebenfalls, daß diese Art Erdbauten anlegen kann. Er fand im kongolesischen Albert-Park Eingänge zu Bauten bevorzugt unter Grasbüscheln und anschließend lange Gänge in 10 bis 20 cm Tiefe. Gleichartiges wird von *O. i. angoniensis (= O. i. elassodon)* aus Kenya beschrieben (Heisch, Grainger, d'Souza 1953). – Daß Nestbau bei unserer Art durchaus noch vorkommt, beschreibt Shortridge (1934) aus Südafrika, wo in verschiedenen Biotopen z. T. große Nester gebaut und in ihnen auch die Jungen aufgezogen werden. Roberts (1951) erwähnt aber auch verhältnismäßig kleine Nester. – Andere *Otomys*-Arten, in offenerem Gelände vorkommend, leben in Bauen und kolonieartig wie *O. brantsi* (Roberts 1951) oder in Felsspalten bzw. Steinhaufen, wo sie Nester haben wie *O. slogetti* bzw. *O. unisulcatus* (Roberts) – oder in bzw. unter Dornbüschen in großen Reisernestern unter denen sich noch ein Erdbau anschließen kann, so bei *O. littledalei* (Roberts 1951, Hoesch v. Lehmann 1957). Eine Form des *O. slogetti* die im hochgelegenen Basutoland in Felsen lebt, sonnt sich vor ihrem Bau, wenn es kalt ist und Schnee liegt.

Aktivitätszeiten. Da *O. irroratus* täglich große Grasmengen zu sich nehmen, müssen sie mehrmals aktiv werden und so ist unsere Art ein echtes polyphasisches tag- und nachtaktives Tier. Von 87 ausgewerteten Fallenfängen wurden 21 % in der Zeit zwischen 8 bis 16 Uhr registriert. Zählt man noch den frühen Morgen und Spätnachmittag hinzu, so dürften auf die reine Tagphase mindestens 30 bis 40 % der Fänge kommen. Alle Autoren, die zur Aktivität Angaben machen, kennzeichnen *Otomys* als nacht- und tagaktiv, so Shortridge (1934), Roberts (1951), Bohmann (1953), Ansell (1960), Eisentraut (1963). Für *irroratus* scheint dies im ganzen Verbreitungsgebiet zuzutreffen. Vielleicht gilt es sogar für alle Arten. Roberts jedenfalls gibt Tag- und Nachtaktivität für alle *Otomys* Südafrikas an.

Fortbewegung. Der Aktionsraum von *Otomys* ist wahrscheinlich relativ klein, da saftige Grasnahrung im bevorzugten Biotop in Fülle vorhanden ist und keine größeren Exkursionen erfordert. Trotzdem riskiert *irroratus* am hellen Tag, Wege und Straßen zu überqueren, wie mehrfach beobachtet. Die plump wirkenden Tiere können sehr schnell laufen; bei den Einzäunungsfängen gehören sie zu den am schwersten zu fangenden Arten. Klettern können sie nur sehr schlecht und versuchen es auch nicht. Hingegen schwimmt *irroratus* ausgezeichnet und sicher. Ein erwachsenes Tier, das ich in einem großen Schwimmbecken prüfte, benützte nur die Hinterfüße und legte die Vor-

derpfoten an der Brust an. Erst in Nähe des Landes begann es mit vierfüßigen Laufbewegungen. Der Hinterkörper liegt beim Schwimmen ganz im Wasser, der Kopf ragt ca. 30° angehoben hervor. Zwei Junge, die höchstens 10 Tage alt waren, doch schon weit entwickelt (S. 341), ließ ich ebenfalls mehrfach schwimmen. Im Gegensatz zum erwachsenen Tier, zeigten sie immer eine Bewegung mit allen Vieren und zwar sehr schnell und sicher. Weitere Versuche müssen noch ergeben, ob diese Unterschiede reifungsbedingt sind oder aber, was nicht auszuschließen ist, von der Situation bzw. vom Individuum abhängt. SHORTRIDGE (1934) und ROBERTS (1951) berichten von südafrikanischen *irroratus,* daß sie gut schwimmen und in Sümpfen lebende freiwillig ins Wasser gehen.

Zur *Soziologie im Freiland* vermag ich nichts Sicheres zu sagen, glaube jedoch kaum, daß die Art in unserm Gebiet als sozial zu bezeichnen ist. Nestgemeinschaften unter erwachsenen Tieren gibt es wohl nicht. Paariges Zusammenleben könnte möglich sein.

Die Sexualproportion beträgt 56 % : 44 % zugunsten der Männchen (N = 207). In den Fängen weist sie ähnliche jahreszeitliche Schwankungen auf, wie bei den meisten andern Muriden des Gebietes. Danach ist der Männchen-Anteil in den Monaten Oktober bis Dezember etwa 3 % höher als in der übrigen Zeit des Jahres, was mit gesteigerter Beweglichkeit und Herumschweifen der ♂♂ zu erklären ist, wohl nicht nur wegen erhöhter Fortpflanzungsaktivität, sondern auch wegen Erkundung neuer Gebiete, die in der Trockenzeit nicht zu besiedeln gewesen waren.

Auch SHORTRIDGE (1934) hält *irroratus* in Südafrika nicht für sozial, wenngleich er in günstigen Biotopen massiert auftreten kann. Von andern Arten ist soziales Zusammenleben zu erwarten, so von dem in offenerem Gelände lebenden *O. brantsi,* der kolonieartig in Bauen lebt, vor denen er Männchen macht (ROBERTS 1951) und von *O. littledalei,* von dem Großfamilien bekannt sind und der bezeichnenderweise einen Warnlaut besitzt (SHORTRIDGE 1934).

Weiteres zur Ernährung. Die Mageninhalte von 15 adulten Tieren wurden unter dem Binokular untersucht. Das Bild war so einheitlich, wie nur bei wenigen Muridenarten: fast jedesmal bestanden mehr als 90 % aus gleichmäßig und feinzerkautem Grünzeug, das von zarten Gramineensprossen und -blättchen stammte, je nach Vorkommen wohl bevorzugt von *Pennisetum, Melinis, Cynodon* u. a. Es ist wahrscheinlich, daß stellenweise Stengel und Blätter von Bohnen und Bataten dabei waren. Reste von Knollen (Maniok?) waren in einigen Fällen nachzuweisen, Samen, fleischige Früchte und Insekten dagegen nie. Magenwürmer fand ich keine.

Diese Befunde bekräftigen also die Annahmen aus den Biotopuntersuchungen und weitere Bestätigung ergab sich bei der über viele Monate dauernden Haltung mehrerer Tiere in Käfigen. Mit frischem Gras, dessen junge Sprosse bevorzugt wurden, konnte ich die Tiere gut halten. Als Beigabe empfahlen sich noch etwas Löwenzahn, Maniok und Banane, doch wurde nicht täglich von allem gefressen. Andere Nahrungsmittel lehnten die Tiere ab.

In der Landwirtschaft wird *Otomys* als Grasfresser also normalerweise nicht schädlich, da von seiner natürlichen Nahrung in den meisten Biotopen genügend vorhanden ist. Doch schließt das nicht aus, daß er auch angebaute Pflanzen angeht. So kann er bestimmt auch von Sprossen und jungen Blättern der schon erwähnten Bohnen und Bataten leben, kann Knollen (Maniok, Bataten) als Beikost fressen und bei Gelegenheit auch junges Getreide angehen, so nachgewiesenermaßen Sorghum und Weizen (vgl. DIETERLEN 1966 a). In jungen Beständen von Zypressen *(Cupressus lusitanica)* und *Eucalyptus* schließlich kann *Otomys* äußerst schädlich werden, da er die Rinde der Bäumchen an- oder vollständig abnagt, so daß viele Stücke verkrüppeln oder absterben. Mehr als die Hälfte einer Kultur kann dabei zugrunde gehen (PIRLOT 1957, DIETERLEN 1966 b). — Angaben über die Ernährung von *O. irroratus* liegen noch vor aus Südafrika (ROBERTS 1951), Südwestafrika (SHORTRIDGE 1934), Kamerunberg (EISENTRAUT 1963),

aus Uganda (DELANY 1964), aus Malawi HANNEY (1965) und von BOHMANN (1953), alle bezeichnen ihn als Pflanzenfresser, wobei Grashalme, Kräuter, Schilfschößlinge, Wurzeln von Binsen und — in menschlichen Kulturen — Luzerne genannt werden. Auch O. *unisulcatus* und *brantsi* sind Grünzeugfresser (ROBERTS 1951).

Weiteren Aufschluß über O. *irroratus* als Ernährungstyp gaben Vermessungen des Magendarmkanals, die ich an 15 adulten Tieren durchführte (Tab. 6).

Tabelle 6

Mittel- und (in Klammern) Extremwerte von Länge und Volumen der wichtigsten Abschnitte des Magendarmkanals, sowie deren Anteil in Prozent (abgerundet) von 15 adulten *O. irroratus*

	Magen	Dünndarm	Blinddarm	Dickdarm	Summe
Länge	39 = 5 %	320 = 40 %	165 = 20 %	293 = 35 %	811
in mm	(25—65)	(225—360)	(145—180)	(260—340)	(690—910)
Volumen	4,8 = 18,5 %	4,7 = 18,5 %	13,2 = 50 %	3,3 = 13 %	26,3
in ccm	(2,0—16,0)	(3,0—5,5)	(8,5—19,0)	(2,0—4,5)	(17,5—44,5)

Die Form des *Otomys*-Magens ist einfach und normal. Die Füllungen waren sehr unterschiedlich. Da die Art große Grasmengen braucht und aufnehmen kann, hat der Magen sehr große Dehnungsfähigkeit; in einem Fall betrug sein Inhalt 16 ccm. Der Dünndarm ist mit 40 % relativ kurz, der Dickdarm mit 35 % dagegen lang. Der Blinddarm mit 20 % der Gesamtlänge und 50 % des Gesamtvolumens ist als riesig zu bezeichnen. An seinem blinden Ende befindet sich eine von außen sichtbare weißliche Drüsenzone.

Die Magendarmlänge beträgt etwa das 4,7fache der Körperlänge, ist also relativ gering im Vergleich zu andern — meist weniger herbivoren — Muriden. Verhältnismäßig hoch ist dagegen das Gewicht des Magendarmkanals mit durchschnittlich 21 % des Körpergesamtgewichts; der Maximalwert betrug 28,5 %.

3. Fortpflanzung

Otomys hat eine für Muriden lang dauernde Jugendentwicklung; sie beträgt wohl gut fünf Monate. Die Tiere werden bei einem Körpergewicht von rund 90 g geschlechtsreif, die Männchen zwischen 80—100 g, die Weibchen bei 90 g. Reife Männchen haben Testes, die mindestens 15 mm messen. Bei den geschlechtsreifen Weibchen fand ich unter 68 Tieren nur eines, das weniger als 90 g (nämlich 82 g) wog, nur 7 Tiere wogen zwischen 90 und 100 g und der Rest von 60 Weibchen mehr als 100 g. Über die Körpermaße adulter Tiere siehe Tab. 2.

Angaben zur *Tragzeit* kann ich nicht machen, da es nicht gelungen ist, *Otomys* in Gefangenschaft zu züchten. Sicher scheint jedoch, daß sie relativ lang dauert, denn die Jungen kommen in einem sehr fortgeschrittenen Entwicklungszustand zur Welt (vgl. S. 340). Dieser wiederum steht in enger Beziehung zur *Wurfgröße*, welche mit 1,37 Jungen außerordentlich gering ist — ein Wert der für Muriden (außer O. *denti)* bis jetzt einmalig ist. Von den 73 untersuchten trächtigen Weibchen trugen nur 2 drei Embryonen, 23 hatten zwei und 48 Weibchen hatten nur einen Embryo. Da bei dieser geringen Embryonenzahl Verluste vor oder bei der Geburt nur minimal sein dürften, können wir durchschnittliche Embryonenzahl = Wurfgröße setzen.

Ähnliche, jedoch durchweg auf geringem Material beruhende Angaben über O. *irro-*

ratus sind zu finden aus Ostafrika bei: HOLLISTER (1919) 1–2 Junge, ALLEN/LAWRENCE (1936) 1–2 Junge, LINDNER (1954) 1 Junges, DELANY/NEAL (1966) 2–3 Junge. Von der gleichen Art gibt HATT (1940) aus dem NO-Kongo höchstens 4 Junge an, HILL/CARTER (1941) aus Angola 2 Junge, ANSELL (1960) aus Zambia 2–3 Junge und ROBERTS (1951) aus Südafrika maximal 4 Junge. Nur die Angabe SHORTRIDGES (1934) aus SW- und Südafrika macht eine Ausnahme, denn er nennt 3–5 Junge für unsere Art, wobei bemerkenswert, wenngleich zu bezweifeln ist, daß nicht weniger als drei Junge vorkommen sollen. In Südwestafrika sollen die Weibchen dreimal Junge im Jahr bringen. Von andern *Otomys*-Arten sind gleichfalls geringe Jungenzahlen bekannt, so von *O. typus (thomasi)* ein Junges (ein Fund) nach HOLLISTER (1919), ferner von *O. denti* (siehe S. 349).

Von den insgesamt 100 Embryonen fanden sich 55 im linken, 45 im rechten Uterushorn. Neun nahezu reife Foeten wurden auf ihre Lage im Uterus untersucht. Nur drei hatten Kopflage, 6 dagegen Steißlage. Überwiegen von Steißlagen sowohl bei Geburten als auch im Uterus wurde auch bei *Acomys*, einem nestflüchtenden Muriden festgestellt (DIETERLEN 1962, 1963 b).

Die verschiedenen Stadien des Uterus von *Otomys* ähneln denen anderer Muriden. So kann es auch, allerdings selten, vorkommen, daß sich in einem Horn ein oder zwei normale Embryonen im Anfang ihrer Entwicklung befinden, während im andern noch große Resorptionsstadien existieren.

Wurffolge. Von insgesamt 71 adulten, zu allen Jahreszeiten gefangenen Weibchen waren 62 (= 87 %) trächtig, drei nichtträchtig, jedoch säugend und 6 (ca. 10 %) nicht fortpflanzungsaktiv (vgl. DIETERLEN 1967 a). Diese Fortpflanzungsleistung ist ganz außergewöhnlich und wird im Untersuchungsgebiet von keinem andern Nager auch nur annähernd erreicht. Aus diesen Verhältnissen kann man schließen, daß *Otomys irroratus* die nahezu pausenlose Wurffolge verwirklicht hat, und zwar über lange Zeiten des Jahres hinweg. Eine gewisse Einschränkung scheint lediglich die Periode zwischen Juni und Oktober zu bringen; hier lag der Anteil der fortpflanzungsaktiven Weibchen aber immerhin noch bei 80 % (n = 26). Eine derartige persistierende Reproduktionsaktivität unter natürlichen Bedingungen ist sehr selten und tritt in gemäßigten Klimaten, wo die Wintermonate ein Erlöschen oder eine Einschränkung der Fortpflanzung bringen, wohl überhaupt nicht auf. Auch alle übrigen Muriden des Untersuchungsgebietes werden in der rund drei Monate dauernden Trockenzeit in der Fortpflanzung stark eingeschränkt.

Man wird also sagen können, daß ein adultes *Otomys*-Weibchen nahezu sein ganzes Leben über trächtig ist, folglich jedesmal schon kurze Zeit, eventuell post partum, nach dem Werfen wieder befruchtet wird. – Literaturangaben über Wurffolge und Wurfzeiten von *Otomys* gibt es fast keine. Für Zambia nimmt ANSELL (1960) an, daß es wohl keine bestimmten Fortpflanzungsjahreszeiten gibt, und HANNEY (1965) schreibt für Malawi: „. . . reproduction occurs through most of the year".

Zweifellos könnte *Otomys* mit einer geringeren Fortpflanzungsrate kaum existieren, denn nur durch eine gesteigerte Wurffolge kann die sehr geringe Jungenzahl pro Wurf wieder ausgeglichen werden.

Wahrscheinlich sind die Verluste unter den nichterwachsenen Tieren relativ hoch. Anders nämlich ist der verhältnismäßig geringe Anteil dieser Gruppen bei Einzäunungsfängen nicht zu erklären. Im März 1965 fingen wir auf dem bereits erwähnten 1220 qm großen Gebiet 24 *Otomys*, davon waren 13 adult und 11 noch nicht adult (5 davon noch ausgesprochene Jungtiere). Von den 10 adulten Weibchen waren alle trächtig.

4. Feinde

Reduzierend auf die Muridenpopulationen wirken außer jahreszeitlichen Einflüssen vor allem tierische Feinde, von denen aus dem Untersuchungsgebiet für *Otomys* allein 12 Raubtierarten in Frage kommen, nämlich: *Leptailurus serval, Felis ocreata, Felis aurata, Canis adustus, Nandinia binotata, Genetta servalina, Genetta tigrina, Genetta victoriae, Civettictis civetta, Herpestes ichneumon, Atilax paludinosus* und *Poecilogale albinucha.* Ferner mehrere Arten von Tag- und Nacht-Greifvögeln, mehrere Schlangenarten und Ameisen (vgl. Dieterlen 1967 a).

Nach verschiedenen Autoren — Allen/Lawrence (1936). Shortridge (1934), Eisentraut (1963), Frechkop (1943) — kommen als Feinde von *Otomys* die Raubtierformen *Felis ocreata, Felis capensis, Genetta, Ichneumia, Herpestes, Nandinia* und wohl viele weitere in Frage. Von Raubvögeln *Strix capensis, Tyto, Bubo, Circus.* Ferner Schlangen und natürlich auch der Mensch (S. 344).

5. Jugendentwicklung

Wie schon erwähnt, ist die Zucht von *Otomys* bisher nicht gelungen. Jedoch wurden zweimal im Käfig Junge von Weibchen geboren, die wenige Tage zuvor gefangen worden waren. Hier die Daten des ersten Lebenstages:

Geburt	Geschlecht	KRL mm	SL mm	HFL mm	OL mm	Gew. g
8./ 9. 7. 1964	♀	83	41	21	10,5	16
13./14. 3. 1965	♀	79	28	19	10	13

Die Tiere waren ungewöhnlich groß, schwer und weit entwickelt. So war das erste (Abb. 12) bis auf die Genitalregion voll behaart, das zweite am Bauch noch nicht. Das eine hatte normal offene Augen, das andere noch geschlossene Augen. Während das eine oben und unten etwa 1 mm lange Schneidezähne hatte, waren sie beim andern oben erst halb so lang und unten gerade erst sichtbar. Das Fortgeschrittenere war bereits lauffähig, akustisch sehr empfindlich und äußerte hohe erregte Kreischlaute.

Weitere Untersuchungen an großen, nahezu geburtsreifen Embryonen (s. unten) gaben noch nähere Aufschlüsse über den Geburtszustand und bestätigten, daß das große der beiden in Gefangenschaft geborenen Tiere durchaus dem Normalen entspricht.

Damit ist innerhalb der Familie der Muridae nach *Acomys* (Dieterlen 1961, 1963 a, b) eine zweite Form gefunden worden, die dem Ontogenesetyp des *Nestflüchters* angehört und die pauschale Einordnung der Muriden durch Portmann als primären Typus der Nager mit ausgesprochener Nesthockerontogenese erneut einschränkt. – Es ist durchaus möglich, daß sich unter den Muriden des tropischen Afrikas weitere Nestflüchter befinden – sehr weit entwickelte Foeten und geringe Jungenzahlen deuten darauf hin – und es ist sicher, daß mehrere Formen mit abgekürzter Nesthockerontogenese darunter sind, wodurch sich die ontogenetische Variation innerhalb dieser Familie weiter verbreitert.



Abb. 12. Wenige Stunden altes Jungtier. Beachte offene Augen, Behaarung, Körperhaltung

Zum Zustand der Jungen bei der Geburt bringen lediglich Ansell (1960) und

Delany/Neal (1966) gleichartige Angaben: daß die Jungen behaart und mit durchgebrochenen Schneidezähnen zur Welt kämen.

Der beträchtliche Unterschied im Entwicklungszustand und z. T. in den Maßen zwischen den beiden in Gefangenschaft geborenen Tieren, war auch bei den 10 großen, nahezu geburtsreifen Embryonen festzustellen, die ich untersuchte; z. B. waren von zwei Foeten des gleichen Weibchens das eine am Bauch voll behaart, das andere überhaupt noch nicht. Daher und aus Mangel an Material ist es schwierig, die neugeborene *Otomys* genau zu beschreiben. Und nicht einmal die Maße dieser Embryonen (Tabelle 8) dürfen als Mindestmaße bei der Geburt angesehen werden, da wir im Freiland mindestens einen Tag alte Junge fanden, die mit KRL 66 mm, Sl 27 mm, HFL 17,5 mm, OL 8,5 mm und Gewicht 10,5 g unter den Maßen der Embryonen lagen. — Vier dieser Foeten waren auf der Bauchseite schon bis auf die Genitalregion behaart, zwei erst an der Brust (Bauch und Hals nackt) und vier noch gar nicht. — Bei dreien waren die Augenlider nicht mehr verwachsen. Nach allen verfügbaren Daten und Schätzungen schwanken also die Maße des neugeborenen *Otomys* bei der KRL von 65—85 mm, SL von 25—45, HFL von 17—22 mm, OL von 8—12 mm und das Gewicht von 10—17 g. Körper, Schwanz und Ohren haben damit knapp die Hälfte der Erwachsenenmaße und etwa die gleichen Proportionen (abgesehen vom viel größeren Kopf des Jungen). Das Geburtsgewicht beträgt etwa 10 % eines erwachsenen Tieres. Alle sind bis auf die Bauchseite mittelbraun („Holztönung") und damit heller behaart als die Erwachsenen und Semiadulten. Bei etwa der Hälfte mögen die Augen schon offen sein. Die Incisiven sind schon durchbrochen und können länger als 1 mm sein.

Von den beiden in Gefangenschaft geborenen Jungen überlebte nur das erste. Das andere starb schon zwei Tage nach der Geburt; das frisch gefangene Muttertier war zu sehr verstört, um es normal aufzuziehen. Das überlebende Junge jedoch wurde sehr sorgfältig betreut und wuchs kräftig heran (Tabelle 7). Es trug schon nach wenigen Tagen das dichte, wollige *Otomys* so kennzeichnende Fell. Im Laufe des zweiten Monats versangsamte sich das Wachstum aber erheblich und erst mit sechs Monaten etwa hatte das Tier Erwachsenengröße. Die Gewichtsgrenze von 90 g wurde jedenfalls nicht vorher überschritten. Wie weit diese Entwicklung für *Otomys* normal verlaufen ist, läßt sich nicht sagen. Immerhin stand stets genügend Futter zur Verfügung und das Muttertier hielt sich die ganze Zeit über sehr gut. Wir wollen also vorsichtig schätzen, daß *Otomys irroratus* wohl fünf Monate braucht, um adult zu werden. Shortridge (1934) gibt von der gleichen Art an, sie brächte mit 4 Monaten ihren ersten Wurf.

Tabelle 7

Körperwachstum des in Gefangenschaft geborenen Jungen

Alter	KRL	SL	HFL	OL	Gew.
1 Tag	83	41	21	10,5	16
11 Tage	99	53	27	15	26
28 Tage	110	—	28	19	47
8 Monate	—	—	—	—	96

Aus Tabelle 8 ist zu ersehen, wie das proportionale Körper- und Schädelwachstum ungefähr verläuft. Ein Zeitmaß kann dafür leider nicht angegeben werden. Interessant ist, daß die Interorbitalbreite bei Tieren unter 30 g größere Werte aufweist, als in den folgenden Altersstadien. Diese Maße werden erst bei erwachsenen Tieren wieder erreicht (vgl. Tab. 2).

Entwicklung der Zähne. Wie bereits erwähnt, sind die Incisiven bei der Geburt wenigstens schon durchgebrochen. Das Wachstum geht äußerst schnell. Es scheint, daß ihr Vorhandensein von Anfang an lebensnotwendig ist, denn bei *Otomys*, wie auch

Tabelle 8

Aus der Größenzunahme der wichtigsten Körper- und Schädelteile von einer Gewichtsgruppe zur anderen kann das ungefähre proportionale Wachstum bis zur Adultgrenze ermittelt werden.

Größengruppe	KRL	SL	HFL	OL	Gew. g	gr. Schädellänge	Hirnkaps.-breite	Jochbogenbreite	Interorb.-breite	Molaren oben	Molaren unten
gr. Embryonen n = 10	67 (64—74)	30 (23—36)	20 (18—22)	10 (8—12)	13 (10—17)	—	—	—	—	—	—
bei Geburt	65—85	25—45	17—22	8—12	10—17	—	—	—	—	—	—
20—30 g n = 5/4	91,8	55,1	26,0	18,0	23,0	291,7	142,0	147,0	46,5	79,7	76,0
30—40 g n = 4/3	108,2	57,2	27,0	19,0	33	311,0	150,0	163,3	45,0	86,6	83,7
40—50 g	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
50—70 g n = 13/8	129,5	72,1	30,2	21,3	60	345,5	150,9	169,5	45,4	88,4	81,5
70—90 g n = 15/10	144,5	80,5	30,9	22,8	82	361,8	153,8	177,9	45,6	89,1	83,7

n = -/- gilt für Körper- bzw. Schädelmaße. Vergleiche dazu die Maße großer Embryonen und die (geschätzte) Variationsbreite der Maße geburtsreifer Tiere.

manchen anderen Muriden, scheint der Zitzentransport (s. unten) das einzige Mittel zu sein, durch das die Jungen bei Gefahr in Sicherheit gebracht werden können, und dieser funktioniert nur, wenn die Schneidezähne entwickelt sind, die die Zitze der Mutter umschließen. Das obere Paar trägt wie bei Erwachsenen nur eine Furche. Der laterale Teil ist fast immer heller als der mediale, bei Erwachsenen nur in 1/3 der Fälle. Die unteren Schneidezähne besitzen bei jungen Tieren immer nur eine Furche, die zweite kommt also frühestens beim Halberwachsenen hinzu. Der laterale Teil ist fast immer hell. – Der M^3 bricht als letzter Molar durch. Er war bei mehreren 20–25 g schweren, also maximal zehn Tage alten Jungtieren schon vorhanden. Die Molaren wirken bei Jungen (unter 30 g) in ihrer Schichtung noch sehr gleichförmig und es ist nur schwer zu unterscheiden, wo der eine aufhört und der andere anfängt. Bei zwei semiadulten Stücken fand ich im M^3 einen kleinen Ansatz zur 8. Lamelle.

Bei beiden im Käfig geborenen Jungen war kein Nest zu finden. Sie wurden unter einem Haufen dürren Grases geboren und aufgezogen. Etwas anderes als die auf S. 335 beschriebenen Ruheplätze wurde auch bei den Käfigtieren nicht ent-

deckt. Ähnlich wie bei dem nestflüchtenden *Acomys* scheint also auch bei *Otomys* das Nestbauverhalten zumindest rudimentär zu sein. (Daß jedoch aus Südafrika *Otomys*nester bekannt sind, sei hier nochmals erwähnt. Außerdem schreibt ROBERTS [1951], *O. irroratus* gebäre seine Jungen in Nestern.) So ist es auch durchaus fraglich, ob die Mütter mit den Säuglingen immer die gleichen Plätze bewohnen. Mit nur 1–2 Jungen läßt es sich überdies leichter umziehen, besonders wenn diese nur einfach an den ganz hinten liegenden Zitzen (Abb. 13) nachgezogen werden müssen und sich dermaßen festbeißen, daß nur schwerster, das Gewicht der Mutter übersteigender Zug sie von dieser trennen kann. Bei unseren Lebendfangaktionen sahen wir Weibchen flüchten, die eines oder zwei bis zu 40 g schwere Junge über Stock und Stein an den Zitzen hinter sich herzogen. Gegen diesen Zitzentransport, bei dem der ganze Wurf rasch und in einem Gang in Sicherheit gebracht werden kann, wirkt der Maultransport vieler Muriden umständlich. Natürlich setzt das Gelingen eine verhältnismäßig fest fixierte Übereinstimmung zwischen Mutter und Kind voraus; ferner müssen die Jungen in einem körperlichen Zustand (besonders gegen Verletzungen) sein, der die Strapazen einer solchen Flucht aushält. Nackte, wenige Tage alte Nesthocker wären dazu kaum imstande. Wie lange die Jungen täglich bzw. die erste Zeit an der Mutter hängen, weiß ich nicht. Vielleicht trennen sie sich überhaupt nicht voneinander, denn in einem Nest kann die Mutter die Kinder ja nicht lassen. Eine dauernde körperliche Bindung an die Mutter, die natürlich nur bei geringer Jungenzahl möglich ist, hätte wahrscheinlich große Vorteile; funktionell entspräche sie den Tragjungen-Verhältnissen z. B. bei Primaten.



Abb. 13. Das Gesäuge besteht aus links und rechts je zwei nahe beieinanderliegenden inguinalen Zitzen

Die Säuglinge, jedenfalls schon drei Tage alte Tiere, besitzen einen Stimmfühlungslaut, ein erregtes Gickern, das sie bei Beunruhigung und Abwesenheit der Mutter ausstoßen. Im Freiland gefundene Junge ließen ihn im Käfig hören und steckten einander gegenseitig zum Gickern an. Die Stimme adulter Tiere klingt ganz ähnlich. Nur in höchster Not und bei Schmerz wird der Ruf angewendet, mehrfach hörte ich ihn von Tieren, die meine Hauskatzen erbeutet hatten.

Die Säugezeit mag gut 4–5 Wochen dauern, wie das im Käfig geborene bzw. samt Muttertier gefangene Jungtiere bewiesen; ferner der Zitzentransport im Freiland flüchtender Tiere mit Jungen dieses Alters.

Adoptionen von Jungen, die ihre Mutter verloren haben, scheinen bei *Otomys* durchaus möglich zu sein. Ein frisch gefangenes säugendes Weibchen nahm Junge verschiedenen Alters an und säugte sie; sogar gattungsfremde Junge von *Pelomys fallax*, die aber nicht überlebten, wurden adoptiert.

Wie früh ein *Otomys*-Junges selbständig leben kann, vermag ich nur ungefähr zu sagen. Ein mit höchstens drei Tage altem Jungtier gefangenes Weibchen starb, als das Kleine etwa 12 Tage alt war, und dieses konnte sich schon selbst weiter versorgen. Zu diesem Zeitpunkt wog es knapp 30 g. Beweis für eine gewisse Selbständigkeit sind auch Fallenfänge von Jungtieren. Die kleinsten *Otomys*, die wir in Schlagfallen erbeuteten, waren beide 33 g schwer und maßen zwischen 100 und 110 mm KRL, sie waren etwa 15–20 Tage alt.

Wir haben gesehen, daß der Nestflüchter *Otomys* relativ lange gesäugt wird, daß sein erstes Wachstum wohl ziemlich rasch, dann eher langsam verläuft und daß er wohl frühestens mit 10 Tagen selbständig zu leben vermag. Verglichen mit dem fortgeschrittenen Zustand bei der Geburt stellt die nachfolgende Entwicklung nichts Besonderes dar. Der Vorteil dieses Ontogenesetyps scheint mir gerade in Zustand und Fähigkeiten bei der Geburt zu liegen: Laufvermögen; relativ weit entwickelte Sinne, besonders offene Augen; Behaarung; gewisse Robustheit usw. Dieses Rüstzeug, zusammen mit der wohl nur selten unterbrochenen Anheftung an das Gesäuge der Mutter geben dem Jungen große Chancen, die erste Zeit zu überstehen.

6. Bedeutung für den Menschen

Landwirtschaftlich: Auf S. 337 wurde bereits auf die Bedeutung von *Otomys* als Verzehrer von Gramineen (auf Weiden, junges Getreide), von Gemüse (z. B. Bohnen) oder Rinde junger Bäume (z. B. *Cupressus, Eucalyptus)* hingewiesen.

Medizinisch: In Pestgebieten Ost-, Zentral- und Südafrikas spielt *Otomys* eine bedeutende Rolle, wie Tabelle 9 zeigt.

Tabelle 9

***Otomys*-Anteile in Muridenpopulationen in ost- und zentralafrikanischen Pestgebieten**
Die Anteile können jahreszeitlich und von Jahr zu Jahr schwanken

Pestgebiet	Autor und Jahr	*Otomys*-Form	Anteil an Muridenpop.	Artenzahl Muriden
Rongai / Kenya	Heisch, Grainger, d' Souza, 1953	*O. irroratus angoniensis*	4 %	11
Baringo / Kenya	Heisch, Grainger, d' Souza, 1953	*O. irroratus angoniensis*	0,1 %	8
Nyeri / Kenya	Grainger, Heisch, Nelson, 1959	*O. irroratus angoniensis*	42 %	7
Albertsee-Pestgebiet / Congo	Misonne, 1959	*O. irroratus*	30 %	16
Butembo-Lubero-Pestgeb. / Congo	Misonne, 1959	*O. denti*	Anteil hoch	—

Als anfällig für Pest wurden nach Pollitzer (1952) und Macchiavello (1954) folgende *Otomys*-Formen bekannt: *O. spec.* (Ostafrika), *O. irroratus angoniensis* (Kenya), *O. irroratus* (Südafrika), *O. irroratus elgonis* (Congo), *O. unisulcatus* (Südafrika), *O. brantsi* (Südafrika). Nach Macchiavello (1954) wurden die in Tabelle 10 angeführten Floh-Gattungen bzw. Anzahlen von Flohformen auf *Otomys* gefunden.

In der *Ernährung des Menschen* kommt *Otomys* mancherorts Bedeutung zu, so bei manchen Eingeborenen Angolas, wo laut Monard (1935) *Otomys* stellenweise fast ausgerottet ist, da sein Fleisch derart begehrt ist. Nach Allen / Lawrence (1936) ist *Otomys* auch in Ostafrika, z. B. bei den Wandorobo als Nahrung sehr begehrt, und Shortridge (1934) beschreibt von den im Okavango-Gebiet lebenden Eingeborenen, daß sie mit Hilfe von Bränden und Hunden die *Otomys, Dasymys* und *Thryonomys* aus der trockenen Vegetation heraustreiben und fangen, um zusätzlich zu Fleischnahrung zu kommen. Diese drei Arten sollen dort eine wesentliche Rolle in der Ernährung spielen. Zweifellos steht *Otomys* noch auf dem Speisezettel vieler anderer Stämme. Aus unserer Gegend allerdings ist es mir nicht bekannt geworden.

Tabelle 10

Flohgattungen	O. irror. mehr. Form.	O. unisulc. 2 Formen	O. brantsi
Chiatopsylla	2	9	5
Ctenocephalides	1	—	—
Ctenophthalamus	1	1	—
Dinopsyllus	3	4	3
Echidnophaga	1	—	1
Hypsophthalamus	1	—	—
Leptopsylla	1	1	—
Listropsylla	5	3	3
Xenopsylla	7	6	5
Pulex	—	1	1
Epirimia	—	1	1
	22	26	19

IV. *Otomys denti* Thomas, 1906

1. Merkmale und Maße von Körper und Schädel

Die Tabelle 11 zeigt die Maße adulter Tiere von allen Fangorten, die ich hier ohne Bedenken vereinigen konnte, da sich keine Unterschiede zwischen den verschiedenen Populationen ergeben hatten. Die Gesamtzahl der untersuchten Stücke war mit maximal 36 ohnehin nicht sehr groß.

Die Unterschiede zwischen Maßen von Männchen und Weibchen sind im ganzen als unerheblich anzusehen.

Die Schwanzlänge beträgt 50,6 % der Kopfrumpflänge, die Hinterfußlänge nur knapp 17 % davon.

Vom Material anderer Autoren lohnt nur ein Vergleich mit Misonne (1963) vom Ruwenzori und mit Delany (1966) von Uganda. Die Maße stimmen im ganzen gut überein; auch die Länge des Hinterfußes, den diese Autoren ohne Krallen gemessen haben.

Entlang des zentralafrikanischen Grabens, ihrem Hauptverbreitungsgebiet, scheint die Art also kaum zu variieren.

Fellfärbung. Rücken: Ein Gemisch von Grannen, die entweder in einem warmen Braunrot enden oder mit einer schwarzen Spitze und solchen, die gänzlich schwarz sind (im basalen Teil sind alle Grannen schwarz) macht die braunschwarze Färbung des Rückenfells aus. Die Unterwolle ist ebenfalls (grau-) schwarz und hat einen bläulich glänzenden Schimmer. — Der Bauch wirkt im ganzen dunkler als der Rücken, da die braunroten Haare seltener sind. — Die Ohren sind am Rand dünn und unauffällig behaart. — Die Schwanzbehaarung und deren Färbung ist an Ober- und Unterseite genau gleich; die Haare sind schwarz. — Teilalbinismus stellte ich bis jetzt an einem Stück (vom Kahuzi) fest.

Incisiven: Die oberen und unteren Schneidezähne tragen immer nur eine Furche. Der laterale Teil des Zahnes ist im Unterkiefer fast immer heller (oft nahezu weiß) als der mediale orangefarbene Teil. Die oberen Incisivi sind lateral nur teilweise heller. Die Farbunterschiede zwischen medialem und lateralem Teil sind nach Bohmann (1953) das sicherste Erkennungsmerkmal der Art.

Im Zahnbau konnten keine Unterschiede zwischen den Populationen der verschiedenen Fangorte festgestellt werden. So auch nicht beim M^3. Von n = 43 hatten 35 Stück

Tabelle 11

Körper- und Schädelmaße von adulten O. *denti* der Fangorte Lemera, Tshibati, Mbayo, Kahuzi, Uinka

	KRL	SL	HFL	OL	Gew. g	gr. Schädel-länge	Hirnk.-breite	Jochbogen-breite	Interorb.-breite	Molaren oben	Molaren unten
Kivusee ♂♂	n=26 *173,6* 156—187	n=23 *90,5* 77—100	n=26 *30,0* 28—32	n=23 *23,5* 21—26	n=26 *127,4* 90—160	n=12 *383,8* 343—402	n=12 *152,5* 148—158	n=13 *195,5* 173—208	n=17 *46,3* 43—50	n=17 *78,6* 74—84	n=17 *77,4* 69—79
♀♀	n=10 *175,7* 160—187	n=10 *86,2* 70—96	n=10 *29,3* 28—30,5	n=10 *23,0* 21—26	n=10 *129,6* 102—184	n=4 *377,9* 370—389	n=5 *153,0* 148—159	n=5 *190,2* 188—196	n=6 *47,0* 46—48	n=5 *76,6* 75—79	n=5 *73,8* 72—77
♂♂ + ♀♀ ϕ	n=36 *174,6* 158—187	n=33 *88,3* 70—100	n=36 *29,7* 28—32	n=36 *23,3* 21—26	n=36 *128,5* 90—184	n=16 *380,6* 343—402	n=17 *152,7* 148—159	n=18 *192,9* 173—208	n=23 *46,6* 43—50	n=22 *77,6* 74—84	n=22 *75,1* 69—79
Ruwenzori Misonne ca. 2000 m	n=13 *178,6*	n=13 *88,9*	n=13 *27,0*								
ca. 2700 m	n=6 *161,6*	n=6 *87,8*	n=6 *27,1*								
Uganda Delany	n=5 *162*	n=5 *94*	n=5 *27*	n=5 *23*							

n = Anzahl der vermessenen Tiere, kursiv gedruckt Durchschnittswerte, darunter Extremwerte.
Im Vergleich dazu von Tieren, die vom Ruwenzori und aus Uganda stammen.

(= 82 %) 6 Lamellen, 7 (= 16 %) trugen 5 Lamellen und nur 1 (= 2 %) hat 7 Lamellen, doch ist diese siebente sehr kümmerlich ausgebildet.

BOHMANN unterschied bei den von ihm untersuchten *O. denti*-Formen des zentralafrikanischen Grabens noch zwei Unterarten – *O. denti denti* vom Ruwenzorigebiet und *O. denti kempi* aus der Umgebung des Kivusees. Er gab aber zu, daß die Formen nur schwer zu trennen seien, und diese Annahme wird aus meinen Funden bestätigt. So existiert entlang des zentralafrikanischen Grabens vom Ruwenzori bis zum südlichen Kivusee wohl nur eine Form: *O. denti denti* Thomas, 1906, als Unterschied zu *O. denti sungae* Bohmann, 1943 aus dem Usambara-Gebirge in Tanzania.

2. Verbreitung und Ökologie

BOHMANNS (1953) Charakterisierung, nach der die Biotope in 1600 bis 2100 m Höhe liegen und sich mit dem unteren Urwaldrand der jeweiligen Berglandschaft decken, ist vor allem durch MISONNES (1963) Angaben überholt bzw. erweitert, denn die Art wurde in nur 920 m Meereshöhe in Ishango am Edwardsee und in 3825 m am Lac Dominique im Ruwenzori-Gebirge gefangen und dazwischen in fast allen Höhenstufen. Doch bieten die oberen Lagen eindeutig besseren Lebensraum und können als typisch gelten. Die Verbreitungsinseln östlich des zentralafrikanischen Grabens haben folgende Meereshöhen: Mabira-Forest, Nordende des Victoria-Sees 1200 m, Fundorte im Usambara- und Uluguru-Gebirge in Tanzania 1800 und 1900 m, Nyika-Plateau im nördlichen Malawi 2250 m.

Wie weit die Grenzen vertikaler Verbreitung in meinem Untersuchungsgebiet auseinanderliegen, kann ich nur ungefähr angeben. Die obere Grenze mag bei 3000 m oder noch darüber liegen. Mein höchstgelegener Fangplatz war 2490 m hoch bei Uinka/Rwanda, der niedrigste bei 1980 m bei Tshibati. Dort wo noch Wald die Hänge zum Kivusee hinabsteigt, mag *O. denti* bis in Seehöhe (1460 m) vorkommen, doch ist dies nur noch an wenigen Stellen der Fall. Ein isoliertes Waldstück wie der Galeriewald um den Sumpf Lushala bei Lwiro (ca. 1650 m) scheint keinen *O. denti* mehr zu beherbergen, denn unter 250 Fängen von dort war kein Tier dieser Art. Menschliche Kultivierung kann *O. denti* im Kivuseegebiet also praktisch nur nach oben abdrängen.

Eine ähnlich große Spanne wie in der vertikalen Verbreitung zwischen Edwardsee und Ruwenzori scheint die Art dort auch in der ökologischen Valenz zu besitzen. MISONNE (1963) nennt als Biotope: *Pennisetum*-Savanne, Bergwald, Bambuswald, Afroalpine Zone. Besonders bevorzugt sind relativ feuchte Savannen am Rand der Bergwälder und diese selbst. In trockeneren Savannen ist die Art nicht zu finden und ebenso nicht im feuchtwarmen äquatorialen Regenwald westlich des Ruwenzori. Auch unter den Fängen von RAHM (1966) und meinen eigenen im äquatorialen Regenwald (Station Irangi 850 m) war kein einziger *Otomys*. Wo seine untere Verbreitungsgrenze nach Westen ins Kongobecken liegt, weiß ich nicht, wahrscheinlich nicht unterhalb von 1200 m.

Meine Fänge von *O. denti* machte ich in folgenden Makro-Biotopen:

1. Primärer Montanwald. a. Lemera, Kahuzi. Mit folgenden wichtigsten Bäumen: *Carapa grandiflora, Syzygium staudtii, Ficalhoa laurifolia, Polyscias fulva, Chrysophyllum fulvum, Macaranga neomildbraediana, Conopharyngia durissima, Myrianthus holstii, Dombeya goetzenii, Podocarpus milanjianus usw.* Mit den Farnen *Marattia fraxinea* und *Cyathea manniana*. b. *Uinka* im Ruggege-Wald (Rwanda) (Abb. 14) botanisch nicht näher bestimmt.

2. Bambuswald: *Arundinaria alpina* (Kahuzi), (Abb. 6 b).

3. Sekundärwald. Mit *Hagenia abyssinica, Neobutonia macrocalyx* als wichtigsten Bäumen; mit *Acanthus arboreus, Pteridium aquilinum* und verschiedenen Gramineen. Tshibati und Kahuzi.

4. Grasig-krautige Sekundärvegetation über 2000 m. Auf Kahlschlägen am Bergwaldrand, am Rand von Plantagen, entlang von Flüssen. Uinka, Tshibati, Mbayo.

Fast bei jeder der in diesem Gebiet durchgeführten 20 Fangaktionen (Ausbeute 2400 Kleinsäuger) wurde auch *Otomys denti* gefangen, doch nie in größerer Anzahl. Der Anteil der Art am Gesamtfang ist in grasig-krautiger Sekundärvegetation mit 9 % noch am höchsten, im Bambus erreicht sie 6 %, im Primärwald 3,8 % und im Sekundärwald 2,5 %. – In keinem der Hauptfanggebiete ist die Art besonders zahlreich: Kahuzi 4,5 %, Uinka 3,5 %, Lemera 3,4 %, Tshibati 2,8 % des Gesamtfanges an Kleinsäugern.



Abb. 14. Lebensraum von *O. denti* im Ruggege-Wald bei Uinka/Rwanda (2400 m)

In den genannten vier Großbiotopen die für unsere Form typischen Mikrobiotope zu definieren, ist nicht möglich, denn oft sind die Abstände zwischen verschiedenen Kleinbiotopen zu gering. Immerhin kann man im Primärwald auf bevorzugte Biotope schließen, die reich an Gräsern und Kräutern sind, also in natürlichen Lichtungen entlang von Wasserläufen oder an Stellen, wo Baumriesen gefallen sind. *O. denti* konnte ich aber auch im unterholzarmen dunklen Hochwald eindeutig und mehrfach nachweisen.

Der Primärwald ist zwar nur einer seiner Biotope, der typischste jedoch insofern, als dort die andere Art *O. irroratus* nicht vorkommt.

In dichter Bodenvegetation von Gräsern und Kräutern, besonders in Sekundärgebieten, wie auch im lockeren Mulm von Bambuswäldern oder an Baumfarnstellen im Primärwald hat die Art wohl ähnliche Lauftunnels wie sie von *O. irroratus* beschrieben wurden und keine Gänge in der Erde. Im Boden des Hochwaldes, wo weniger Deckung besteht, muß er jedoch solche anlegen, und einmal habe ich ein Tier beim Verlassen seines Baues – um 10 Uhr morgens – beobachtet. Auch Misonne (1963) gibt Baue von geringer Tiefe an.

Aktivität. Wie *O. irroratus* scheint auch *denti polyphasisch* tag- und nachtaktiv zu sein. Da der z. T. großen Entfernungen wegen im Bergwald die Fallen meist nur einmal täglich kontrolliert wurden, stehen mir nur 13 Fänge zur groben Auswertung zur Verfügung: vier davon wurden zwischen 8 bis 16 Uhr erbeutet, neun zwischen 16 und 8 Uhr.

Es ist anzunehmen, daß der *Aktionsraum* bei lichterem Untergrund wegen der Nahrungsbeschaffung allgemein größer ist. Sollte die Ernährung der am lichteren Primärwaldboden lebenden Tiere nicht anders sein, als die der in dichter grasig-krautiger Vegetation lebender, so müßte ein Vielfaches an Laufpensum bei der Futtersuche aufgewendet werden. Es ist aber möglich, daß diese Tiere sich mehr auf Rinden-, Wurzel- und Knollennahrung eingestellt haben.

Zur *Soziologie* besitze ich keine Angaben, kann jedoch sagen, daß die Wohndichte den Fallenfängen zufolge immer gering war. Nirgends, ausgenommen eine Fangaktion bei Mbayo, wurde *O. denti* gehäuft gefangen. – Relativ hoch war der Anteil der ♂♂ in den Fängen, nämlich 61,5 % gegen 38,5 % der Weibchen (n = 79).

Ernährung. Von 10 adulten Tieren von vier Fangorten untersuchte ich unter dem Binokular die Mageninhalte. Sechs Mägen enthielten ausschließlich fein zerkaute gelbgrüne Teile von zarten Blättern und Sprossen, bei einem weiteren kamen noch wenige Teile kleiner Insekten hinzu. Drei Mägen enthielten nur wenig (10–50 %) Blätter und Sproßreste, hingegen hauptsächlich braun, rot und grauweiß gefärbte Reste von Knollen. – Nur in einem Magen fand ich einen kleinen Nematoden, sonst keine Würmer. – Die Ernährung ist also sehr ähnlich der von O. *irroratus.* Vielleicht ist *denti* etwas mehr auf Knollen eingestellt, da der Bergwald stellenweise nicht genügend Grünzeug liefert. Ein Fund zeigt, daß immerhin auch Insectivorie möglich ist. Große Übereinstimmung mit O. *irroratus* ergaben auch Vermessungen des Magendarmkanals, durchgeführt an drei Tieren. Die Mittelwerte: Magen: 50 mm = 6 % der Gesamtlänge (39 mm, 5 %); Dünndarm: 370 mm = 42 % (320 mm, 40 %); Blinddarm: 180 mm = 20 % (165 mm, 20 %); Dickdarm 280 mm = 32 % (293 mm, 35 %). Die Zahlen in Klammern sind die Werte von *irroratus.* Die Blinddarmvolumina waren ähnlich hoch wie bei *irroratus,* also ungefähr 50 %. Über die Ernährung von O. *denti* lagen bisher keine Angaben vor.

3. Fortpflanzung

Otomys denti-Männchen und -weibchen werden wie *irroratus* bei einem Gewicht von rund 90 g geschlechtsreif. Von 5 Weibchen zwischen 80 und 91 g war eines mit Frühstadien trächtig, die andern hatten noch dünne, unentwickelte Uteri. Alle gefangenen Weibchen von mehr als 91 g waren dagegen geschlechtsreif.

Die Embryonenzahl = Wurfgröße liegt mit 1,07 nahe dem absoluten Minimum. Von 14 trächtigen Weibchen (2 mit resorbierten Embryonen) hatte nur eines 2 Foeten, die übrigen 13 trugen nur einen Embryo. Misonne (1963) nennt ohne nähere Angabe 2 Junge für O. *denti,* während Hanney (1965) in Malawi 4 × 1 und 1 × 4 (!) Embryonen festgestellt hat.

15 Embryonen waren auf linkes und rechtes Uterushorn im Verhältnis 8:7 verteilt.

Wurffolge. Achtzehn der zwanzig adulten aus allen Jahreszeiten stammenden Weibchen waren fortpflanzungsaktiv (12 normal trächtig, 4 mit resorbierten Embryonen, 2 säugend / nichtträchtig) und nur 2 (= 10 %) waren nicht fortpflanzungsaktiv. Dieses Ergebnis entspricht dem von O. *irroratus* und ist wie jenes ebenso außergewöhnlich. Auch O. *denti* hat die fast pausenlose Wurffolge verwirklicht.

4. Jugendentwicklung

Auch O. *denti* ist ein Nestflüchter, was allein schon Embryonenuntersuchungen zeigen. Neugeborene oder sehr kleine Jungtiere erhielt ich bisher nicht. Ein Weibchen (Nr. D 10 245) enthielt den größten, bisher bei *Otomys* gefundenen Embryo: KRL 86 mm, SL 45 mm, HFL 23 mm, OL 12 mm, Gewicht 19 g. Das Tier war voll behaart selbst an der Abdominalregion; auch die Ohren und der Schwanz trugen schon Haare. Die Rückenfärbung war ein ziemlich helles holziges Braun, viel lichter als die älterer Tiere. Die oberen und unteren Incisiven maßen mindestens 1 mm. Die Augen waren schon geöffnet. – Die Mittelmaße zweier anderer, etwas kleinerer Embryonen lagen allgemein noch etwas über dem bei großen *irroratus*-Foeten gefundenen Durchschnittswerten, vor allem waren sie mit 20,5 g noch rund 7 g schwerer als jene. Ein geburtsreifer O. *denti* hat also rund 15 % des Muttergewichtes. – Es ist also wahrscheinlich, daß diese Art noch etwas größer und weiter entwickelt geboren wird als O. *irroratus* und somit unter Muriden eine Extremform darstellt, sowohl als Ontogenesetyp wie auch in bezug auf die Wurfgröße.

Das Proportionenwachstum verläuft ganz ähnlich wie bei O. *irroratus,* doch ist das Material nichtadulter Tiere zu gering, um es genauer darzustellen.

Das kleinste, in Fallen erbeutete Tier maß 120 mm KRL und war 41 g schwer; es war wohl mindestens 20 Tage alt.

Zusammenfassung

Die in ihrer Systematik und Verbreitung von Bohmann überarbeitete afrikanische Gattung *Otomys* zeichnet sich besonders durch ihre Bezahnung — Furchung der Incisiven, Lamellenstruktur der Molaren usw. — Schädelbau und Körperproportionen (Wühlmaustyp) aus. Die vorliegende Arbeit bringt an Hand eines großen Materials Beiträge zur Kenntnis der Arten *O. irroratus* und *O. denti*, besonders deren zentralafrikanischen Formen, die in der weiteren Umgebung des Kivusees im Congo und in Rwanda gesammelt wurden.

O. irroratus wird nach Maßen, Fellfärbung, Zahnmerkmalen usw. beschrieben und mit anderem Material aus Zentralafrika verglichen. Es konnten teilweise beträchtliche Größenunterschiede gefunden werden;doch bleibt unklar, ob es nur eine oder maximal drei Unterarten in diesem Großraum gibt. Innerhalb der Unterart *O. i. vulcanicus* konnte an der Westseite des Kivusees eine Merkmalsprogression im M^3 und I_1 auf sehr kurze vertikale Distanz festgestellt werden.

In verschiedenen morphologischen und ökologischen Merkmalen verwischen sich die Grenzen zwischen den Arten *irroratus* und *typus* so stark, daß die Validität von *typus* in Zweifel gezogen werden muß.

Die ökologischen Ansprüche von *O. irroratus* und besonders der bearbeiteten Form werden erstmals genauer definiert. *irroratus* ist ein extremer Grasfresser, der dichte gramineenreiche oder krautige, möglichst ganzjährig persistierende Vegetation liebt. Er führt überwiegend ein oberirdisches Leben, legt aber auch Baue an. In vielen Biotopen ist er gut an den charakteristischen Laufgängen und Fraßplätzen zu erkennen. *Otomys* ist polyphasisch tag- und nachtaktiv; er braucht große Grünzeugmengen und ist durch einen entsprechenden Magendarmkanal ausgezeichnet. Als gelegentlicher Rindenverzehrer kann er in Baumkulturen sehr schädlich werden. Sein Anteil in den artenreichen Muridenpopulationen des Untersuchungsgebietes schwankt in günstigen Biotopen zwischen 4 % und 11 %. Wahrscheinlich lebt die Art nicht sozial, bringt es aber stellenweise auf hohe Siedlungsdichten.

O. irroratus hat nur 1,37 Junge pro Wurf, jedoch eine wohl über das ganze adulte Leben anhaltende, nahezu pausenlose Fortpflanzungsaktivität. In engem Zusammenhang damit steht sein Ontogenesetyp: er wird sehr weit entwickelt — mit offenen Augen, vollbehaart, lauffähig geboren und ist damit (nach *Acomys)* der zweite innerhalb der Muriden gefundene Nestflüchter. Die Jugendentwicklung wird anhand von Maßen und Daten von Tieren verfolgt, die in Gefangenschaft aufwuchsen, bzw. im Freiland erbeutet wurden. Ferner werden einige Verhaltensweisen beschrieben.

Otomys hat eine große Zahl von Freßfeinden. Für den Menschen spielt er nicht nur landwirtschaftlich, sondern mehr noch in medizinischer Hinsicht eine Rolle, besonders in Pestgebieten.

Von *O. denti,* für den neue systematische und ökologische Angaben mitgeteilt werden, existiert in Zentralafrika wahrscheinlich nur eine Form: *O. d. denti.* Seine ökologische Valenz ist relativ groß, ebenso die Spanne der vertikalen Verbreitung. Sein typischster Biotop ist primärer Montanwald. Die Lebensweise ähnelt in vielem der von *O. irroratus.* Die Zahl der Jungen liegt mit 1,07 pro Wurf — extrem für Muriden — beim absoluten Minimum. Die Jungen sind Nestflüchter, vielleicht noch ausgeprägter als bei *O. irroratus.*

Für die Gattung *Otomys* wird als neue Bezeichnung Afrikanische Lamellenzahnratte vorgeschlagen.

Summary

The african genus *Otomys* which had been revised by Bohmann in its systematics and distribution is characterized by its grooved incisors, the laminated molars, skull structure and proportions of the body ("microtine type"). This work presents contributions to systematics, ecology and biology of the central-african forms *O. irroratus* and *O. denti,* which were collected in the region of Lake Kivu in Congo and in Rwanda.

O. irroratus is described by body measures, hair colouring and tooth characteristics and compared with other material of Central Afrika. Some important length- and size differences could be found, but we do not yet know if there are one, two or even three subspecies in this region. West of Lake Kivu on a very short vertical distance a progression in characteristics of the M^3 and I_1 could be found within the subspecies *O. i. vulcanicus.* In some important morphological and ecological characteristics the two species *O. irroratus* and *O. typus* can not be separated, so that the validity of *O. typus* must be doubted.

O. irroratus is an extreme grass-eating animal which likes dense grassy and herby and preferably perennial vegetation. It constructs burrows when necessary but mostly prefers the densely covered surface of its biotopes. The presence of *Otomys* can often be recognized by its typical runways and feeding places. Its activity is polyphasic — diurnal and nocturnal. Investigation of the digestive tract confirmed *Otomys* as an extreme herbivorous animal. Since *Otomys* feeds occasionally on barks of some trees it may become very important in forestry. Its presence in the Muridae populations, which are very rich in species, amounts in favourable biotopes between 4 % and 11 %. Although high population densities could be found it seems probable that *Otomys* is not a social animal.

O. irroratus has only 1,37 young per litter. But its reproductive activity lasts nearly continually during its adult life — a fact which corresponds with the ontogenetical type of *Otomys:* it is born with open eyes, well haired and able to run, consequently as a nidifugous animal; and (besides *Acomys*) the second species found within the Muridae family. The postnatal development is described on young which were born and raised in captivity or caught alive. Further some behaviour patterns are described. The enemies of *Otomys* — various species of carnivores, birds, snakes, ants and man — are very numerous. For man *Otomys* may play an important part not only in agriculture but also in medical regard, mainly in plague regions.

For *Otomys denti* new systematical and ecological facts are given. It seems that there exists only one form in Central Africa: O. *denti denti.* Its ecological and vertical distribution is rather extended. Its typical biotope is primary montane forest. The average number of young per litter is 1,07, which is near the absolute minimum and hitherto unique within the Muridae. The newborn are precocious and perhaps still more developed than in O. *irroratus.*

For the Genus *Otomys* a new name is proposed: African Laminate-toothed Rat.

Literatur

Allen, G. M., and Lawrence, B. (1936): Scientific results of an expedition to rain forest regions in Eastern Africa. III. Mammals. Bull. Mus. Comp. Zool. **79**, 31—125.

Ansell, W. F. H. (1960): Mammals of Northern Rhodesia. Government Printer, Lusaka.

Bohmann, L. (1953): Die afrikanische Nagergattung *Otomys* F. Cuvier. Z. Säugetierkunde **18**, 1—80.

Delany, M. J. (1964): An ecological study of the small mammals in the Queen Elizabeth Park, Uganda. Rev. Zool. Bot. Afr. LXX, 129—147.

Delany, M. J., and Neal, B. R. (1966): A review of the Muridae (Order Rodentia) of Uganda. Bull. Brit. Mus. Zool. **13**, 295—355.

Dieterlen, F. (1961): Beiträge zur Biologie der Stachelmaus, *Acomys cahirinus dimidiatus* Cretschmar. Z. Säugetierkunde **26**, 1—13.

— (1962): Geburt und Geburtshilfe bei der Stachelmaus, *Acomys cahirinus.* Z. Tierpsychol. **19**, 191—222.

— (1963 a): Zur Kenntnis der Kreta-Stachelmaus, *Acomys (cahirinus) minous* Bate. Z. Säugetierkunde **28**, 47—57.

— (1963 b): Vergleichende Untersuchungen zur Ontogenese von Stachelmaus *(Acomys)* und Wanderratte *(Rattus norvegicus).* Beiträge zum Nesthocker-Nestflüchter-Problem bei Nagetieren. Z. Säugetierkunde **28**, 193—227.

— (1966 a): Populationsstudien an den Muriden des Anbaugebietes am Kivusee (Congo). Afrika-Studien des Ifo-Institutes, München. Intern vervielfält. Bericht.

— (1966 b): Importance économique au point de vue de l'agriculture de quelques rongeurs de la région du lac Kivu. Chronique de l' I.R.S.A.C. **I**, 16—20.

— (1967 a): Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivusee-Gebietes. Ein Beitrag zur Populationsdynamik in den Tropen. Teil I. Z. Säugetierkunde **32**, 1—44.

— (1967 b): Ökologische Populationsstudien an Muriden des Kivugebietes (Congo). Teil I. Zool. Jb. Syst. **94**, 369—426.

— (1967 c): Eine neue Methode für Lebendfang, Populationsstudien und Dichtebestimmungen an Kleinsäugern. Acta Trop. **24**, 244—260.

Dollman, G. (1915): On the Swamp-Rats *(Otomys)* of East Africa. Ann. Mag. Nat. Hist. (8), **15**, 149.

Eisentraut, M. (1957): Beiträge zur Säugetierfauna des Kamerungebirges und Verbreitung der Arten in den verschiedenen Höhenstufen. Zool. Jb. Syst. **85**, 619—672.

— (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin.

Ellerman, J. R. (1941): The families and genera of living rodents. London, Brit. Mus.

Frechkop, S. (1943): Mammifères. Expl. Parc Nat. Albert. Bruxelles.

Grainger, W. E., Heisch, R. B., and Nelson G. S. (1953): Rodent plague in Nyeri district of Kenya. J. Trop. Med. Hyg. **62**, 211—212.

Hanney, P. (1965): The Muridae of Malawi (Africa: Nyassaland). J. Zool. **146**, 577—633.

Hatt, R. (1940): Lagomorpha and Rodentia other than Sciuridae, Anomaluridae and Idiuridae collected by the American Museum Congo Expedition. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **76,** 457—604.
Heisch, R., Grainger, B., and d'Souza, A. M. (1953): Results of plague investigations in Kenya. Trans. Roy. Soc. Med. Hyg. **47,** 503—521.
Hill, J. E., and Carter, T. D. (1941): Mammals of Angola. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **78.**
Hoesch, W., und v. Lehmann, E. (1957): Zur Säugetierfauna Südwestafrikas. Bonn. Zool. Beitr. **7,** 8—57.
Hollister, N. (1919): East African Mammals in the United States National Museum. II. Rodentia, Lagomorpha, and Tubulidentata. U.S. Nat. Mus. Bull. **99,** 1—194.
Lawrence, B., and Loveridge, A. (1953): Zoological results of a fifth expedition to East Africa. I. Mammals from Nyassaland and Tete. With a note on the genus *Otomys.* Bull. Mus. Comp. Zool. **110,** 1—80.
Lindner, E. (1954): Foto-Safari. E. Schweizerbarthsche Verlagsbuchhandlung Stuttgart.
Lönnberg, E., and Gyldenstolpe, N. (1925): Zoological Results of the Swedish Expedition to Central Africa 1921. Archiv for Zoologi, **17,** B, Nr. 5, 1 ff.
Macchiavello, A. (1954): Reservoirs and vectors of plague. J. Trop. Med. Hyg. **57,** mehrere Abschnitte.
Misonne, X. (1959): Les rongeurs des foyers de peste congolais. Ann. Soc. Belge Méd. Trop. **39,** 436—493.
— (1963): Les rongeurs du Ruwenzori et des régions voisines. Expl. Parc Nat. Albert (Deux. Série), Fasc. **14,** Bruxelles.
— (1965): Rongeurs. Expl. Parc. Nat. Kagera. Deux. Série, Fasc. 1 (3), 77—118.
Monard, A. (1935): Contribution à la mammalogie d' Angola et prodrome d' une faune d' Angola. Arquivos do Museu Bocage, Lisboa, **6,** 1—314.
Pirlot, P. L. (1957): Rongeurs nuisibles aux cultures des environs du lac Kivu. Bull. Agric. Congo **48,** 703—730.
— (1958): Albinism among wild African Rodents. J. Mammalogy **39,** 448.
Pollitzer, R. (1952): Plague Studies. 6. Hosts of the infection. Bull. O. M. S. **6,** 381—465.
Rahm, U. (1966): Les mammifères de la forêt équatoriale de l'est du Congo. Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Tervuren, Série in-8. Sci. Zool. 1—121.
Roberts, A. (1951): The Mammals of South Africa. Johannesburg, Central News Agency.
Schouteden, H. (1947): Les mammifères du Congo Belge et du Ruanda-Urundi. Ann. Mus. Congo Belge, Tervuren. C., Sér., II, **III.**
Shortridge, G. C. (1934): The Mammals of South West Africa. London, William Heineman Ltd.
Thomas, O. (1906): Descriptions of new Mammals from Mount Ruwenzori. Ann. Mag. Nat. Hist. (7), **18,** 136 ff.
— (1918): A revised Classification of the Otomyinae, with Descriptions of new Genera and Species. Ann. Mag. Nat. Hist. (9), **2,** 203 ff.
Wroughton, R. C. (1906): Notes on the Genus *Otomys.* Ann. Mag. Nat. Hist (7), **18,** 264 ff.

Anschrift des Verfassers: Dr. F. Dieterlen, 53 Bonn, Museum Alexander Koenig, Adenauer-Allee 160

Das Geschlechterverhältnis bei Feten und Jungen einiger Fledermausarten

Von Jiří Gaisler und Milan Klíma

Eingang des Ms. 1. 12. 1967

Einleitung

Das Geschlechterverhältnis bei den Säugetieren einschließlich der Fledertiere wird meist nach Serien erwachsener oder adulter Individuen ermittelt. Die Problematik weitet sich natürlich aus, wenn man frühere Stadien der ontogenetischen Entwicklung in die Unter-

suchung einbezieht. Man kann in diesem Fall mehrere Geschlechterverhältnisse unterscheiden, die meist als primär, sekundär und tertiär bezeichnet werden (MAYR, 1939; KŘÍŽENECKÝ und KŘÍŽENECKÁ-PULÁNKOVÁ, 1951, SMITH, 1957 u. a.). Zur Erläuterung dieser Bezeichnung zitieren wir aus KŘÍŽENECKÝs Arbeit (im Original tscheschisch), der sich mit den Fragen des Geschlechterverhältnisses längere Zeit befaßt hat: „. . . das Geschlechterverhältnis ist kein . . . statistischer Artcharakter, sondern immer nur ein vorübergehender Zustand, der sich nach den Altersklassen der Population infolge der verschiedenen Sterblichkeit des einen oder andern Geschlechts und nach den äußeren ökologischen Verhältnissen ändert. Schon das primäre, syngame Geschlechterverhältnis kann sich im Laufe der embryonalen Entwicklung ändern, und auch das auf diese Weise entstandene sekundäre Geschlechterverhältnis bei der Geburt, bzw. dem Schlüpfen, vermag sich bis zur Zeit der Geschlechtsreife weiter zu wandeln (tertiäres Geschlechterverhältnis); auch eine differenzierte Sterblichkeit kann dieses Geschlechterverhältnis ändern . . .“ Bei den Fledermäusen konnte diese Frage im angedeuteten Umfang bisher noch nicht geklärt werden, vor allem deshalb, weil die Berichte über das Verhältnis der Geschlechter bei Feten und Jungen dieser Säugetiere bisher nur vereinzelt vorliegen (EISENTRAUT, 1949; BALCELLS, 1956; SMITH, 1957; HERREID und SHORT, 1962).

Im Verlaufe von morphologischen Arbeiten und ökologischen Freilandforschungen gelang es den Verfassern, Belege für die Geschlechtsbestimmung von 126 ziemlich fortgeschrittenen Feten und 1898 Jungen einiger Fledermausarten zu gewinnen. Leider konnten wir das primäre Geschlechterverhältnis nicht feststellen, und nur bei zwei Arten reichte das Material von neugeborenen Jungen zur Auswertung des sekundären Geschlechterverhältnisses aus. Unsere Feststellungen betreffen vorwiegend die Periode der ontogenetischen Entwicklung, die der Entstehung des sekundären Geschlechterverhältnisses vorausgeht, und die Periode, die ihr folgt; diese beiden Perioden besitzen allerdings für den Aufbau der Populationen der untersuchten Arten erstrangige Bedeutung.

Außer dem eigenen Material hatten wir noch Feten einiger tropischer Fledermausarten aus den Sammlungen der Dr. Senckenbergischen Anatomie, Frankfurt am Main (Direktor Prof. Dr. D. STARCK), zur Verfügung, sowie quantitative Angaben über Junge einiger Fledermausarten aus der Tschechoslowakei, die von Dr. V. HANÁK (Praha) und Dr. L. HŮRKA (Plzeň) stammten. Wir erlauben uns, den genannten Herren an dieser Stelle bestens zu danken.

Material und Methodik

Zur Ermittlung des Geschlechterverhältnisses benutzten wir nur Serien von mehr als 10 Exemplaren. Auf diese Weise konnten wir das Geschlechterverhältnis bei Feten von 7 Arten und bei Jungen von 14 Arten der Fledermäuse werten. Die untersuchten Arten gehören den Familien Rhinolophidae, Vespertilionidae und Phyllostomidae an. Die zahlenmäßige Stärke der einzelnen Arten unseres Materials bringen die Tabellen 1 und 2. Dieses Material stammt größtenteils aus der Tschechoslowakei, bei der Art *Plecotus austriacus* teilweise aus Frankreich, bei *Miniopterus schreibersi* teilweise aus Jugoslawien, bei *Phyllostomus discolor* und *Glossophaga soricina* aus El Salvador (näheres siehe bei KLÍMA und GAISLER, 1967 a, b, 1968).

Das Geschlecht der Jungen wurde nach den äußeren Geschlechtsorganen bestimmt. Bei Feten war dies annähernd von 15 mm Scheitel-Steißlänge an möglich, bei Größen von 10 bis 12 mm Scheitel-Steißlänge konnte das Geschlecht nach dem histologischen Bild der Gonaden bestimmt werden. Die Möglichkeit der Geschlechtsbestimmung bei noch kleineren Keimen haben wir nicht geprüft.

Zwecks Ergänzung unserer Studie verwendeten wir bei den Arten *Rhinolophus hip-*

Tabelle 1

Geschlechterverhältnis bei Feten

Art	n	% ♀	χ^2	P
Rhinolophus hipposideros	29	48,3	0,03	> 0,5
Myotis myotis	15	46,7	0,07	> 0,5
Myotis emarginatus	13	46,2	0,08	> 0,5
Plecotus austriacus	25	48,0	0,04	> 0,5
Miniopterus schreibersi	18	50,0	0,00	> 0,5
Phyllostomus discolor	13	30,8	1,92	0,17
Glossophaga soricina	13	46,2	0,08	> 0,5

posideros und *Myotis myotis* Daten über das Geschlechterverhältnis einer großen Serie subadulter und adulter Exemplare (Abb. 1).

Ergebnisse

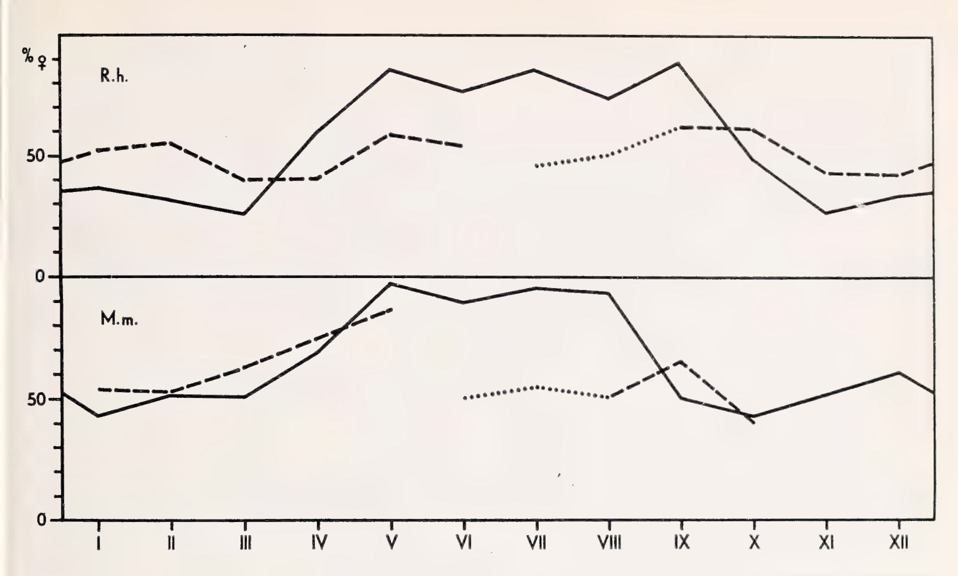
Das Geschlechterverhältnis der Feten

Wie Tab. 1 zeigt, nähert sich das Geschlechterverhältnis sämtlicher untersuchten Arten, *Rhinolophus hipposideros, Myotis myotis, M. emarginatus, Plecotus austriacus, Miniopterus schreibersi, Phyllostomus discolor* und *Glossophaga soricina* dem idealen Verhältnis von 1:1. Der Unterschied in der zahlenmäßigen Stärke der beiden Geschlechter ist in keinem einzigen Fall statistisch signifikant; angenähert signifikant ist die Differenz am ehesten bei *P. discolor.* Die Serien, die wir zur Verfügung hatten, sind allerdings nicht allzu groß. Deshalb halten wir die Null-Hypothese (Zahl der Männchen = Zahl der Weibchen) nur bei den Arten *R. hipposideros, P. austriacus, M. schreibersi* und *M. myotis* für anwendbar. In der Literatur machten wir Berichte über das Geschlechterverhältnis bei Fledermaus-Feten allein in der Arbeit von Davis, Herreid and

Tabelle 2

Geschlechterverhältnis bei Jungen

Art	n	% ♀	χ^2	P
Rhinolophus hipposideros	275	50,5	0,03	> 0,5
Myotis mystacinus	44	50,0	0,00	> 0,5
Myotis emarginatus	125	50,4	0,01	> 0,5
Myotis nattereri	38	50,0	0,00	> 0,5
Myotis myotis	796	52,7	2,22	0,15
Myotis daubentoni	235	54,5	1,88	1,18
Eptesicus nilssoni	34	50,0	0,00	> 0,5
Eptesicus serotinus	53	62,3	3,19	< 0,1
Nyctalus noctula	79	34,2	7,91	< 0,01
Pipistrellus pipistrellus	64	35,9	5,06	< 0,05
Plecotus auritus	32	46,9	0,12	> 0,5
Plecotus austriacus	79	59,5	2,85	< 0,1
Miniopterus schreibersi	47	63,8	3,60	< 0,1
Glossophaga soricina	17	41,2	0,53	> 0,3



Das Geschlechterverhältnis im Laufe des Jahres bei einer Populationsprobe der Arten *R. hipposideros* und *M. myotis* — punktiert: juvenile, gestrichelt: subadulte, voll: adulte Exemplare — Näheres im Text

Short (1962) ausfindig. Diese Autoren stellten bei 312 Embryonen der Art *Tadarida brasiliensis* 55,5 % ♀♀ fest, was sich ebenfalls von der Null-Hypothese nicht beweiskräftig unterscheidet.

Das Geschlechterverhältnis der Jungen

Nachdem es uns gelang, eine ausreichend große Probe von neugeborenen Jungen der Arten *R. hipposideros* und *M. myotis* zu erhalten, konnten wir bei ihnen das sekundäre Geschlechterverhältnis berechnen. Es kommt in beiden Fällen praktisch 1:1 gleich (*R. hipposideros:* n = 70, 55,7 % ♀♀, $\chi^2 = 0{,}91$, $P > 0{,}3$; *M. myotis:* n = 81, 48,1 % ♀♀, $\chi^2 = 0{,}11$, $P > 0{,}5$). Eine Übersicht über das Geschlechterverhältnis bei den Jungen oder juvenilen Exemplaren (über die Definition der juvenilen Lebensperiode bei den Fledermäusen siehe Gaisler, 1966 b) bietet Tab. 2. Es weicht bei folgenden neun Arten nicht wesentlich von 1:1 ab: *R. hipposideros, Myotis mystacinus, M. emarginatus, M. nattereri, M. myotis, M. daubentoni, Eptesicus nilssoni, Plecotus auritus, Glossophaga soricina.* Die Männchen überwiegen beweiskräftig bei den Arten *Nyctalus noctula* und *Pipistrellus pipistrellus,* die Weibchen bei den Arten *Eptesicus serotinus*[1], *Plecotus austriacus* und *Miniopterus schreibersi.*

In der Literatur fanden wir Berichte über das Geschlechterverhältnis bei Jungen von *Myotis myotis* (Eisentraut, 1949), *M. nattereri* (Balcells, 1956), *M. lucifugus* (Smith, 1957) und *Tadarida brasiliensis* (Davis, Herreid and Short, 1962). In allen drei Fällen bestanden keine statistisch signifikanten Unterschiede vom Geschlechterverhältnis 1:1 (*M. myotis:* n = 286, 51,0 % ♀♀, *M. nattereri:* n = 26, 50,0 % ♀♀; *T. brasiliensis:* n = 3448, 50,0 % ♀♀). Nur bei den Jungen der Art *M. lucifugus* stellte Smith ein Übergewicht der Weibchen fest (n = 1516, 57,7 % ♀♀). Jedoch auch in diesem Fall waren bei den Neugeborenen (n = 28) und Jungen bis zu einem Alter von zwei Monaten (n = 984) beide Geschlechter gleich zahlreich.

[1] Havekost (Bonn. zool. Beitr. **11**, Sonderh.: **222—233**) berichtet über 51,5 % ♀♀ von 517 jungen *E. serotinus.*

Die Änderungen des Geschlechterverhältnisses während des Jahres

Zum Abschluß wollen wir bei zwei Arten, *R. hipposideros* und *M. myotis*, das tertiäre Geschlechterverhältnis der subadulten und adulten Exemplare betrachten, wie dieses im Laufe des Jahres als Fortsetzung der Änderungen des sekundären Geschlechterverhältnisse erscheint. Wir sind uns dabei bewußt, daß die durch Abfänge an Tages- oder Winterunterschlupfen der Fledermäuse gewonnenen Proben den tatsächlichen Verhältnissen der Population nicht genau entsprechen müssen (Mohr, 1945; Hitchcock, 1950; Smith, 1957; Davis, 1959; Bezem, Sluiter and Heerdt, 1960; Tinkle and Milstead, 1960, Hanák, Gaisler und Figala, 1962; Davis and Hitchcock, 1964; Gaisler, 1966b, u. a.). Trotzdem ist es von Interesse, das Geschlechterverhältnis zu betrachten, wie es sich bei einer während längerer Zeit (1957—1966) gewonnenen Populationsprobe, bei Kontrollen von meist zufällig entdeckten Schlupfwinkeln der Fledermäuse, äußerte. Wir betonen, daß beide untersuchten Arten in der Tschechoslowakei sowohl Sommer- als auch Winterkolonien bilden.

Die Ergebnisse zeigt die Abb. 1, die nach Aufzeichnungen über 4494 Exemplare *R. hipposideros* und 5552 Exemplare *M. myotis* zusammengestellt wurde. Die Proben aus den einzelnen Monaten umfassen grundsätzlich mehr als 10, meist mehr als 20 Exemplare. Zwecks Vereinfachung werden die subadulten Exemplare bei beiden Arten und bei beiden Geschlechtern bis zum Alter von 1 Jahr (yearlings) gezählt. Das Diagramm zeigt, daß sich die zahlenmäßige Stärke der beiden Geschlechter unter den juvenilen und subadulten Stücken *R. hipposideros* während des ganzen Jahres um 50% bewegt. Bei der Art *M. myotis* fehlen die Angaben über die subadulten Exemplare aus dem November und Dezember; das Geschlechterverhältnis schwankt im Herbst beträchtlich, nähert sich im Januar und Februar der Relation 1:1, während im Frühjahr, gegen Ende des ersten Lebensjahres, die Zahl der Weibchen rasch ansteigt.

In der Probe der adulten Exemplare von *R. hipposideros* vom November bis März überwiegen die Männchen, vom April bis September die Weibchen, und im Oktober ist das Geschlechterverhältnis ausgeglichen. Dagegen stellten wir bei adulten Exemplaren von *M. myotis* vom September bis März ein ziemlich ausgeglichenes Geschlechterverhältnis fest, während vom April bis August die Weibchen stark überwiegen. Das Übergewicht der Weibchen in der Sommerperiode läßt sich zweifellos durch die Tatsache erklären, daß die Sommerkolonien beider Arten, mit den Wochenstuben als Hauptkomponente, leichter zugänglich sind. Dies bedeutet also nicht etwa, daß die Männchen abnehmen, sondern daß sie eher einzeln verstreut in einer größeren Zahl von Schlupfwinkeln leben (vergl. Gaisler, 1966a u. a.). Die Frage der Disproportionalität in der zahlenmäßigen Stärke der beiden Geschlechter an Winterstandorten der Fledermäuse wurde oft diskutiert und wir wollen sie in diesem Beitrag nicht erörtern. Eisentraut (1949) schreibt von der Veränderlichkeit des Geschlechterverhältnisses bei der Art *M. myotis*: „Das Geschlechtsverhältnis, das bei der Geburt etwa 50:50 beträgt, verschiebt sich zunächst zugunsten der ♂♂. In den späteren Lebensjahren gleichen sich diese Unterschiede wieder aus.“ Was das Übergewicht der Männchen an Winterstandorten der Art *R. hipposideros* anbelangt, nehmen wir an, daß es eher die unterschiedlichen Standortansprüche der Angehörigen der beiden Geschlechter widerspiegelt, als tatsächliche Unterschiede in ihrer zahlenmäßigen Stärke (Hanák, Gaisler und Figala, 1962; Gaisler, 1966b).

Zusammenfassung

Das Geschlechterverhältnis wurde bei einem Material von 126 Feten von 7 Arten und 1898 Jungen von 14 Arten dreier Fledermausfamilien ermittelt. Bei den Feten sämtlicher untersuchter Arten unterscheidet sich die zahlenmäßige Stärke der beiden Geschlechter statistisch nicht (Tab. 1). Das sekundäre Geschlechterverhältnis beträgt bei Neugeborenen der Arten *R. hip-*

posideros und *M. myotis* 1:1, bei den Jungen der Arten *R. hipposideros, M. mystacinus, M. emarginatus, M. nattereri, M. myotis, M. daubentoni, E. nilssoni, P. auritus* und *G. soricina* unterscheidet es sich statistisch ebenfalls nicht von der Relation 1:1. Die Männchen sind statistisch zahlreicher bei den Jungen von *N. noctula* und *P. pipistrellus,* die Weibchen bei den Jungen von *E. serotinus, P. austriacus* und *M. schreibersi.*

Nach den Literaturquellen beträgt das Geschlechterverhältnis bei den Feten und Jungen von *T. brasiliensis,* bei den Jungen von *M. myotis* und bei den Jungen von *M. nattereri* 1:1. Bei den Jungen von *M. lucifugus* wurde im großen und ganzen ein Übergewicht der Weibchen festgestellt, doch waren bei den Neugeborenen und Jungen bis zu einem Alter von zwei Monaten die beiden Geschlechter gleich stark vertreten.

Schließlich bringt der Beitrag ein Bild der Änderungen, die das Geschlechterverhältnis bei einer großen Populationsprobe der Arten *R. hipposideros* und *M. myotis* bei den subadulten und adulten Stücken im Verlaufe eines Jahres zeigt (Abb. 1).

Summary

The sex ratio of 126 fetuses of 7 Bat species and of 1898 young Bats belonging to 14 species was studied. No statistically significant differences in this ratio were found concerning the fetuses (table 1), neither in the newly born specimens or in the yearlings (subadults) (see table 2). In *Myotis myotis* and *Rhinolophus hipposideros,* of which large population samples could be studied, the sex ratio in *M. myotis* stays 1:1, where as it seems the males predominate in adult *R. hipposideros.*

Literatur

Balcells, E. (1956) Estuio biológico y biométrico de *Myotis nattereri* (Chir. Vespertilionidae). Publ. Inst. Biol. Apl. Barcelona **23,** 37—81.

Bezem, J. J., Sluiter, J. W., and Heerdt, P. F. (1960): Population statistics of five species of the bat genus *Myotis* and one of the genus *Rhinolophus* hibernating in the caves of S. Limburg. Arch. Néerl. de Zool. **13,** 511—539.

Davis, W. (1959): Disproportiate sex ratios in hibernating bats. J. Mammal. **40,** 16—19.

Davis, W. H., and Hitchcock, H. B. (1964): Notes on sex ratios of hibernating bats. J. Mammal. **45,** 475—476.

Davis, R. B., Herreid, C. F. II, and Short, H. L. (1962): Mexican free-tailed bats in Texas. Ecol. Monogr. **32,** 311—346.

Eisentraut, M. (1949): Beobachtungen über Lebensdauer und jährliche Verlustziffern bei Fledermäusen, insbesondere bei *Myotis myotis.* Zool. Jahrb., Syst. **78,** 193—216.

Gaisler, J. (1966 a): A tentative ecological classification of colonies of the European bats. Lynx **6,** 35—39.

— (1966 b): Reproduction in the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros hipposideros* Bechstein, 1800). Bijd. Dierkunde **36,** 45—64.

Hanák, V., Gaisler, J., and Figala, J. (1962): Results of bat-banding in Czechoslovakia, 1948—1960. Acta Univ. Carolinae, Biol. 1962; 9—87.

Hitchcock, H. B. (1950): Sex ratios in hibernating bats. Bull. Natl. Spel. Soc. **12,** 26—28.

Klíma, M., and Gaisler, J. (1967—1968): Study on growth of juvenile pelage in bats, I. Vespertilionidae. Zool. listy **16:** 111—124 (1967 a). II. Rhinolophidae, Hipposideridae. Zool. listy **16,** 343—354 (1967 b). III. Phyllostomidae. Zool. listy **17,** 1—18 (1968).

Křížенecký, J., and Křížеnecká-Pulánková, A. (1951): Růst délky, váhy a gonád a poměr pohlaví u okouna *(Perca fluviatilis* L.). Věst. Král. čes. spol. nauk. mat. přír. 1951, 1—35.

Mayr, E. (1939): The sex ratio in wild birds. The Amer. Natur. **73,** 156—176.

Mohr, C. E. (1945): Sex ratios of bats in Pennsylvania. Proc. Pen. Acad. Sci. **19,** 65—69.

Smith, E. (1957): Experimental study of factors affecting sex ratios in the little brown bat. J. Mammal. **38,** 32—39.

Tinkle, C. W., and Milstead, W. W. (1960): Sex ratios and population density in hibernating *Myotis.* Amer. Midl. Nat. **63,** 327—334.

Anschrift der Verfasser: Dr. Jiří Gaisler CSc. und Dr. Milan Klíma CSc., Institut für Wirbeltierforschung der ČSAV, Drobného 28, Brno, Tschechoslowakei

Zahnwachstum, Zahnwechsel und Zahnabnutzung bei dem Gartenschläfer *Eliomys quercinus* Linnaeus, 1766

Von Herman Kahmann[1] und Theodor Staudenmayer[2]

Eingang des Ms. 23. 11. 1967

Diese Darstellung gehört in den Rahmen einer Untersuchung über die Bionomie des Gartenschläfers, welche aus gesundheitlichen Rücksichten schon vor Jahren eingestellt werden mußte. Die Vorlagen stammen aus 2 Populationen der Art: Geisenheim/Taunus (Hessen) und Breitenbrunn/Fichtelgebirge (Bayern). Sie wurden im Lebensraum gesammelt (Markierungen) oder einem Gehege entnommen (Zuchten).

Miller (1912) hat die Zähne des G. bis in Einzelheiten beschrieben. Er nennt sie im Verhältnis zur Schädelgröße „moderately large". Von den je 4 Zähnen in jeder Kieferhälfte ist der erste ein Prämolar (4.) und erscheint als Milch- und Dauerzahn (p—P). Zahnwechsel teilen die Schläfer in der Reihe der einheimischen Nagetiere mit den Hüpfmäusen und den Hörnchen.

Die Kronengestalt des Milchzahns hat Stehlin (1934) untersucht (S. 102 mit 104), und die Individuenreihen aus Geisenheim und Breitenbrunn entsprechen seinem Bild im allgemeinen. Doch ist zum Aussehen des p im Unterkiefer ausweitend hinzuzufügen, daß 4 von 11 Individuen an der äußeren (labialen) Zahnkante hinter dem Vorderhöcker statt 1 deren 2 Folgehöcker haben (32 %), welche caudad an Größe zunehmen. Und zu jenem des P im Unterkiefer gehört die Anfügung, daß die subtile Art der Kronenmodellierung, welche Stehlin (1934) abbildet (Abb. 4b, S. 103) in der Vorlagenreihe nicht beobachtet wird. Sie muß sehr selten sein.

Im Lebensraum und im Gehege ergaben sich übereinstimmende Feststellungen hinsichtlich der Reihenfolge des Zahndurchbruchs bei den Nestlingen. Die Nagezähne (I) durchbrechen das Zahnfleisch im Nestlingsalter von 18 Tagen, dem Zeitpunkt des Augenöffnens. Jene des Unterkiefers sind etwas voraus. Am 20. Lebenstag messen sie im Oberkiefer vom Alveolenrand (hinten = caudad) durchschnittlich 1,6 mm (n = 24), im Unterkiefer ebenso 2,3 mm (n = 18). In diesem Lebensabschnitt ist schon das vordere, äußere Höckerchen des p sichtbar, der Zahn mit 24/25 Tagen ganz frei. Die nachfolgenden Molaren (M) sind noch von Zahnfleisch bedeckt, der hintere sogar noch von Spongiosa des Kieferknochens. Sie treten nacheinander in die Zahnreihe ein, der letzte mit etwa 50 Lebenstagen: Er durchbricht den Knochen zwischen 40. und 45. Tag. Die Zahnreihe ist mit 70/75 Tagen geschlossen, d. h. die Backenzähne stehen mit ihren Kronenflächen in gleicher Höhe und bilden gemeinsam die für Schläfer und Hörnchen so kennzeichnende „Rinne". Das Durchbruchsgeschehen wird aus der Folgereihe von Unterkiefern in Abbildung 1 ersichtlich.

Tabelle 1 enthält ein Paradigma, den Zahndurchbruch bei einem Gehegewurf (4), in vollkommener Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei einem altersmarkierten Wurf aus dem Lebensraum (Breitenbrunn).

Die Oberkieferzahnreihe p—M hat am 70. Lebenstag eine Länge von 4,7 mm bis 4,9 mm. Damit erreicht sie die Variationsweite der Dauerzahnreihe P—M: 4,6 mm bis

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft und des Bayerischen Ministeriums für Landwirtschaft und Forsten.

[2] Mit Unterstützung der Obersten Naturschutzbehörde für das Land Hessen.

5,3 mm (Breitenbrunn) oder 4,7 mm bis 5,3 mm (Geisenheim). Sie ist also nicht sehr viel kleiner, und der geringfügige Unterschied ist durch p verursacht.

In der Tabelle mit Schädelabmessungen von jungen G. der Unterart *superans* Ognev und Stroganov, 1936 (S. 309) nennt Sidorowicz (1959) für die Länge der Oberkieferzahnreihe eine Variationsweite von 4,4 mm bis 4,9 mm. Vergleicht man dazu die Condylobasallängen von 24,8 mm bis 29,9 mm, so ist mit Sicherheit zu rechnen, daß Individuen von weniger als 50 Tagen Lebensalter in die Reihe (n = 19) aufgenommen worden sind. Es ist schade, daß eine Aufgliederung der Individuen nach Merkmalen des Zahndurchbruchs und des Zahnwechsels unterblieben ist. Diese Unterart des G. ist in Mitteleuropa kaum in Sammlungen vorhanden, für einen Vergleich aber ungemein wichtig.

Der beginnende Zahnwechsel zeichnet sich schon mit 65 Tagen ab. Der vordere Außen- und Innenrand von P wird unter p sichtbar, und um den 70. Tag kann p schon ausgefallen sein oder wenigstens so weit gelockert (Wurzelabbau), daß er nur noch vom Zahnfleisch gehalten wird. Bei unsorgfältiger Herrichtung eines Schädels dieser Altersstufe kann er verlorengehen.



Abb. 1. Gartenschläfer, Zahndurchbruch im Unterkiefer — *Von oben nach unten:* 30—40 —50—70—80 Tage alt. M_3 zunächst noch in der Knochenspongiosa (30, 40), mit 50 durchgebrochen, aber noch nicht in Kronenhöhe mit M_2. 70tägig im Zahnwechsel, p kurz vor dem Ausfallen (Wurzelresorption!), 80tägig mit P. (Aufnahme: Tiefenbacher, München) (Vergr. 2,5fach)

Tabelle 1

Durchbruchszeiten der Backenzähne (p—M) bei den Nestlingen eines Gehegewurfes

Nestling Nr.	Datum	Alter Tg.	Prämolar	1	2	3
1	22. VI. 1950	25	durchgebrochen	durchgebrochen		
2			durchgebrochen	durchbrechend		
3			durchgebrochen	durchbrechend		
4			durchgebrochen	durchgebrochen		
1	27. VI.	30		durchgebrochen	durchbrechend	
2				durchgebrochen	durchbrechend	
3				durchgebrochen	durchgebrochen	
4				durchgebrochen	durchbrechend	
1	6. VII.	40			durchgebrochen	
2					durchgebrochen	
3					durchgebrochen	
4					durchgebrochen	
1	17. VII.	50				durchbrechend
2						durchgebrochen
3						durchgebrochen
4						durchgebrochen

Der Dauerzahn P steht um 80 Tage Lebensalter in der Zahnreihe und bildet die Verlängerung der Kronenrinne nach vorn von M 1—3.

Bei den jungen G. des Gehegewurfes (Tabelle 1) waren die Anfänge des Zahnwechsels bereits am 60. Tag erkennbar (27. VII.). Am 70. Tag (6. VIII.) war p schon zum Teil ausgefallen: Bei 1 beide untere, bei 2 der rechte obere, bei 3 und 4 je der rechte untere.

In Aufsicht zeigt P das 2- bis 2,5fache der Kronenfläche von p, was die Wiedergaben in Abbildung 2 verdeutlichen.

Was hier an altersbestimmten jungen G. zutage tritt, hat MILLER (1912) bei Schädeluntersuchungen ganz richtig erkannt: „The milk tooth remains in place until m³ is fully grown." Beides ist mit beiläufig 70/75 Lebenstagen erreicht.

Abb. 2. Gartenschläfer, Oberkieferzahnreihe — *Links:* „Milchzahnreihe" mit dem kleinen p — *Rechts:* Dauerzahnreihe mit P, dessen Kronenfläche noch nicht ganz in der Molarenebene ist. (Aufnahme: SCHAPITZ, Reichenhall) (Vergr. 1,8fach)

Die Variabilität der Zahnwurzeln der Schlafmäuse hat HEROLD (1958) untersucht. Die Vorlagen von G. (n = 64) verteilen sich auf 10 Länder, aber es wird nicht gesagt, wieviel davon auf Deutschland entfallen. Am P des Unterkiefers wurde „stets nur eine Wurzel" gefunden. Die Reihen aus Breitenbrunn und Geisenheim geben dieses Bild: Für den P des Oberkiefers und für die Molaren des Ober- und Unterkiefers entspricht es der Darstellung von HEROLD (1958). Aber für den p des Unterkiefers sind immer 2 Wurzeln charakteristisch (100 %: n = 15), welche an Länge die Kronenhöhe des Zahnes um das 2- bis 2,5fache übertreffen und in der Längsrichtung des Unterkiefers leicht gekrümmt sind. Sie übergreifen zangenartig die Knospe des tiefer liegenden P vorn und hinten. Und die beiden Wurzeln des P können ebenfalls weit getrennt sein und gut ausgebildete Alveolen haben. Aber es ist ein seltener Fall: Breitenbrunn 0,4 %; Geisenheim 0,5 % (n = 40 bzw. 45). Gewöhnlich verschmelzen die Wurzeln, unter der Zahnkrone beginnend, und sie sind nur noch teilweise frei. Erfaßt die Vereinigung nur ein Drittel beider, so hat die kronenwärts gemeinsame Alveole 2 Auszipflungen für die Wurzelspitzen: Breitenbrunn 0,4 %, Geisenheim 1,3 %. Ist die Verschmelzung ausgesprochener, so entsteht eine weite Alveole für den Zahn. Wenigstens aber bei Betrachtung von außen ist die Doppelnatur der Wurzel deutlich abzulesen, oft auch auf der Innenseite: Breitenbrunn 84 %, Geisenheim 80,5 %. Das ist alles aus Abbildung 3 zu entnehmen. Nur bei einem Sechstel der Vorlagen zeigt der P eine einheitliche, konische Wurzel in einer Alveole, wie HEROLD (1958) sie abgebildet hat: Breitenbrunn 15,2 %, Geisenheim 17,7 %.

Anders als bei der Haselmaus (STEHLIN, 1934) deutet bei dem G. im Aufbau von Wurzel- und Kronenteil des Milchzahns nichts auf eine Möglichkeit, die „Milchzähne überhaupt nicht mehr zur Ausbildung und zum Durchbruch zu bringen". Dagegen ist die Verschmelzung der beiden Wurzeln bei dem P ein Zeichen beginnender Bedeutungslosigkeit für die Zahnreihe und ihre Leistung.

Für die Backenzähne des G. ist charakterisierend, daß sie wangenwärts stark model-

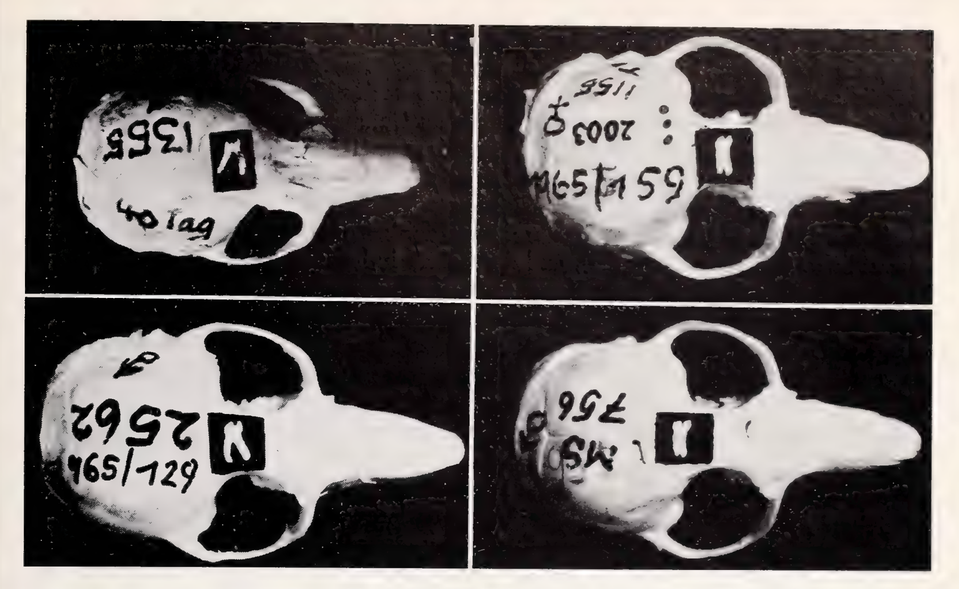


Abb. 3. Gartenschläfer, Bewurzelung des unteren Prämolaren — *Von oben nach unten:* Milchprämolar p mit zwei Wurzeln, 40. Lebenstag; Breitenbrunn. Dauerprämolar P mit zwei kräftigen Wurzeln, Alter unbestimmt; Geisenheim. Prämolar P mit nur noch freien Wurzelspitzen, 1155 Tage alt; Breitenbrunn. Prämolar P mit parallel aneinander gelegten Wurzeln, Alter unbestimmt; Breitenbrunn. (Aufnahme: Tiefenbacher, München) (Vergr. 1,6fach)

lierte, konische Höcker haben, die oberen deren 2 (P—M), die unteren 3 (M). Sie stehen einigermaßen parallel zur Zahnreihenachse, ausgenommen jene des oberen Prämolaren, wo sie leicht dazu geneigt angeordnet sind. Zungenwärts haben die Backenzähne Kanten, bei den 4 oberen rostrad höckerartig erhöht, bei den Molaren der Unterkieferreihe mehr nach Art einer Schneide gebildet, durch einen Einschnitt in 2 Spitzhöcker geteilt, von denen der hintere größer ist. Miller (1912) sagt zwar „inner side irregularly crenulate in m_2 and m_3, with two rather low but well defined cusps in m_1". Jedoch kann das nur für das Zahnbild älterer G. zutreffen. Denn bis hin zum 300. Lebenstag gilt das von m_1 Gesagte für alle 3. Und erst bei weiterer Abtragung von Zahnsubstanz durch Gebrauch beschränkt es sich auf ihn. Am 400. Lebenstag noch allgemein, sind sie am 500. nur noch am ersten erkennbar.

Die Kronenflächen der Molaren sind im Oberkiefer nach außen, im Unterkiefer nach innen gegen die Horizontale geschrägt. Daher greifen die Höcker auf der Außenseite der oberen Molaren über jene der unteren hinweg; und umgekehrt auf der Innenseite. Vorder- und Innenhöcker des unteren umfassen den Innenhöcker des oberen Prämolaren. Auf diese Art ruhen die Zahnreihen bei Mundschluß fest ineinander. Die Querleisten auf den Zahnkronen — gut entwickelt, besonders auf den oberen Backenzähnen —, wirken bei der rostraden Kaubewegung der Kiefer außen auf den Höckersaum der unteren, innen auf die Kantenlinie der oberen Backenzähne und schleifen beides stärker ab. Auf diese Art werden die Kronenflächen trotz ihrer „Schüsselform" mit zunehmendem Alter fast eben, oben von innen nach außen, unten umgekehrt. Die je 2 Höcker der Außenkanten aller oberen Backenzähne (P—M) bleiben aber bis ins Höchstalter erkennbar (5. Lebensjahr). Am unteren Prämolar wirkt sich die altersbedingte Abnutzung am geringsten aus. Im übrigen verflachen sich die Kronen in der Reihenfolge der Zähne von hinten nach vorn, gewiß im Zusammenhang mit Gelenkbildung und Muskelansatz, was zu untersuchen bliebe.

Der Schmelzbelag auf Höckern und Leisten ist ansehnlich bei Berücksichtigung der Kleinheit der Zähne. Leider ließen sich eben wegen dieser Kleinheit Untersuchungen über Schmelzdicke und Härtegrad des Schmelzes noch nicht zu einem befriedigenden Abschluß bringen. Jedenfalls hat die Tatsache im Gefolge, daß Dentin erst verhältnismäßig spät auf der Kronenfläche zutage tritt. Bis zum 100./150. Lebenstag erkennt man Abnutzungsspuren vorwiegend an der Schmelzhülle, besonders an den prominenten Stellen, wo dann Dentin auch zuerst sichtbar wird. Gegen Ende des 1. Lebensjahres (nach dem 1. Winterschlaf) ist der Schmelz von zahlreichen Fissuren durchsetzt, stärker abgeschliffen (oder abgesprungen), und das Zahnbein beginnt, in zusammenhängenden Bändern das Oberflächenbild der Krone zu bestimmen. Mit 360 Lebenstagen finden sich Aufsichtsbilder wie etwa in Teilbild b der Abbildung 4. Nach der 2. Winterruhe zeigt es sich wie in c. Im weiteren Lebensablauf kommt es zu zunehmender Verflachung der Kronen, und nach der 3. Winterrast ist die Abtragung des Schmelzes und die Zunahme offen liegenden Zahnbeins so ausgesprochen, daß bisweilen schon „vollkommen" flache Zahnkronen entstehen, wie sie sonst das 4. Lebensjahr charakterisieren können. Das erschwert eine Alterszuordnung bei Betrachtung in *Aufsicht*, oder macht sie unmöglich. Jedoch hilft das Aussehen der Zahnreihe in *Ansicht* weiter (maxillare Reihe von außen, mandibulare von innen): Bei ähnlicher Kronenverflachung ist die Kronenhöhe je Altersgruppe verschieden. So ist der Eindruck. Es auch messend zu erfassen, ist nicht schwierig, mußte aber wegen zu wenig Vorlagen bekannten gleichen Lebensalters unterbleiben. Abtragung des Dentins bis auf die Zahnwurzeln wurde nicht gesehen, wird auch wohl bei dem Höchstalter von 5 Jahren auf den 3. Molaren, besonders des Unterkiefers, beschränkt sein. Auch bei starker Kronenverflachung bleibt im Oberkiefer der Außen-, im Unterkiefer der Innenrand der Zähne wegen der stärkeren Adamantinisierung merklich erhöht. Das lehrt jede Betrachtung in Ansicht. Das Bild ist am deutlichsten am 1. (und 2.) Molaren.

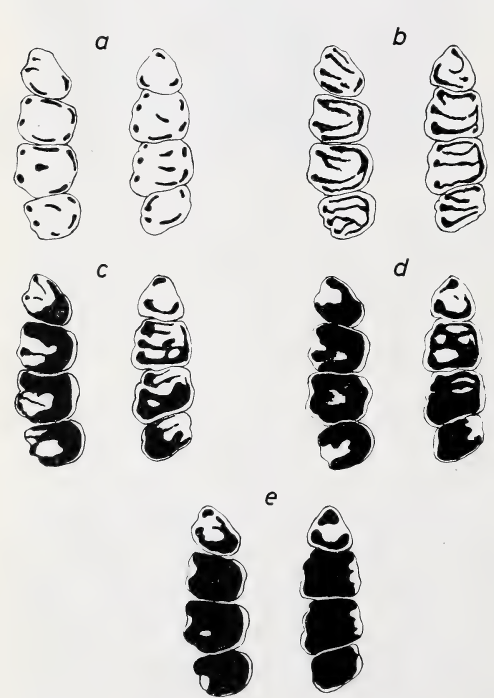


Abb. 4. Gartenschläfer, Zahnkronenabnützung mit zunehmendem Alter. Erklärung in Tabelle 2. Abbe'scher Zeichenapparat. Dentinfärbung mit Silbernitrat. (Vergr. 5fach)

Die altersbestimmten Vorlagen reichen noch nicht aus, um mit größerer Sicherheit den Grad der Abtragung der Zahnkrone in der Zeit zu beurteilen. Gewiß ist nur, daß infolge der 5 bis 6 Monate währenden Winterstarre die Zahnkronenabnutzung hintangehalten wird. Es ist deshalb einleuchtend, daß man Abnutzungsbilder nicht vergleichend verwenden darf, wenn man sich des durchlaufenen Winterschlafes nicht sicher ist. Individuen mit verflachten oder flachen Kronen finden sich in der Population von Breitenbrunn mit 12 % (dem 3. und 4. Lebensjahr zugeordnet), in jener von Geisenheim mit 6,6 % (nicht altersbestimmt). Die dazu gehörigen Condylobasallängen sind 31,8 mm bis 32,8 mm (Breitenbrunn) und 32,2 mm bis 33,8 mm (Geisenheim).

Es ist versucht worden, für die Vorlagen zu der Abbildung 4 die Abnut-

zungszeit neben das Lebensalter zu stellen. Bei dieser Abschätzung, und nur eine solche kann es sein, wurde eine fünfmonatige Winterrast zugrunde gelegt: November mit März (Beobachtungen aus dem Lebensraum und dem Gehege). Der Anfang des Zahngebrauchs ist mit dem Zahnwechselbeginn, d. h. dem 60. Lebenstag, *angenommen* worden, ganz willkürlich (nur um einen Zeitbezug zu haben), wenn man bedenkt, daß einerseits die Zahnreihe erst gegen 70 Tage hin geschlossen ist (M 3), andererseits die Milchzahnreihe p—M 2 vom 28./30. Lebenstag gebraucht werden kann (erste, wenn auch noch vereinzelte Aufnahme fester Kost: Gehege). Dies bedacht, läßt sich zu der Abbildung folgendes sagen:

Tabelle 2

Erläuterungen zu den Teilbildern der Abb. 4

Bez. und Geschlecht		am	Aus dem Lebensraum	Tage im Gehege	am	LZ	WS	Az	Cbl
a	♂[1]	15. 6. 51	Breitenbrunn (Markierung)	18	18. 9. 51	95		35	29,5
b	♂	28. 6. 54	„ „	10	30. 5. 55	335	154	121	30,9
c	♀	15. 6. 50	„ „	160[2]	21. 6. 52	736	308	368	31,5
d	♀[1]	15. 6. 51	„ „	180[3]	25. 8. 54	1166	462	644	32,6
e	♂	6. 49	Pottenstein[4] (Markierung)	—	1. 5. 53	1415	616	739	32,3

Tage: LZ Lebenszeit, WS Winterschlaf, AZ Abnutzungszeit; mm: Cbl Condylobasallänge.
[1] Wurfgeschwister. — [2] incl. 2. WS. — [3] incl. 3. WS. — [4] ertrunken in einer Sahneschüssel in der Vorratskammer der Gaststätte „Teufelshöhle".

Bei den in der Tabelle 2 genannten G. waren die Zähne 37 %, 36 %, 48 %, 56 %, 51 % der Lebenszeit tätig, oder — bei Beginnen der Abzählung mit dem 60. Tag —, in 100 %, 44 %, 54 %, 58 %, 55 %. Wieweit ein solcherart in altersmarkierten G. *fundamentiert* gewonnenes Zahnbild (das ist es hier noch lange nicht!) benutzt werden kann, wenn es gilt, die Analyse der Alterszusammensetzung einer unbekannten Population zu versuchen, kann hier nicht erörtert werden. Vorsichtig schätzend kann man sagen, daß in einer Aufsammlung vermutlich um 50 % Jährlinge, oder anders, um 70 % bis 80 % Vorlagen aus den beiden ersten Jahresgruppen (bis hinein in den 3. Lebenssommer) sein werden.

Unbegegnet bleibt der Einwand, unterschiedliche Ernährungsbedingungen könnten Einfluß auf die Abnutzungsgröße an den Zähnen haben. Es gab keine Möglichkeit für eine Nachprüfung an Unterlagen aus Populationen verschiedener Lebensräume. Man kann SHORTEN (1954) nur beipflichten, daß das Zernagen von Hartsubstanzen ausschließlich den Schneidezähnen obliegt, und das in die Mundhöhle gelangende Genage „of a fairly soft and uniform nature" ist. Und um wieviel Härteres bewältigen Eichhörnchen gegenüber Bilchen!

Zusammenfassung

Bei jungen Gartenschläfern beginnt der Zahndurchbruch mit 18 Lebenstagen (Schneidezähne). Der Milchzahn p steht mit 24/25 Tagen frei im Kiefer. Der Durchbruch der Backenzähne (M) ist mit etwa 50 Tagen vollständig. Mit 75 Tagen ist die Kronenreihe der Zähne geschlossen. Der Zahnwechsel beginnt mit 60/65 Tagen, und der mit 70 Tagen schon manchmal ausgefallene p wird bis zum 80. Tag durch P ersetzt. Der untere p hat 2 lange, hintereinander stehende Wurzeln und so Alveolen. Auch der untere P ist 2wurzelig angelegt und zeigt die Wurzeln bisweilen frei. Im allgemeinen verschmelzen sie aber, doch bleibt in den meisten Fällen eine deutliche Verschmelzungsrinne an der scheinbar einfachen Wurzel. Bei der Abnützung verflachen sich die Zahnkronen in der Nacheinanderfolge im Kiefer von hinten nach vorn. Der einzelne

Zahn wird oben von innen nach außen, unten von außen nach innen kroneneben. Vor dem 1. Winterschlaf ist die Freilegung von Zahnbein durch Abkauen des Schmelzes noch geringfügig. Das mögliche Fortschreiten der Zahnabnützung wird an altersmarkierten Gartenschläfern aus einer Population in Bayern (Breitenbrunn/Fichtelgebirge) erläutert.

Summary

In young garden-dormice the tooth row develops between 18 and 50 days of age beginning with the incisors. The milk premolar p the only one present keeps its position until the molars are fully grown (about 70 days). The shedding beginning with 60/65 days lasts 15 to 20 days and after that time the premolar P has grown up to its normal size. The premolars of the lower jaw p and P show two roots. But those of P are generally joined to one single root. In young teeth the whole biting area including cusps and ridges is covered with enamel. In the process of aging the wear on the teeth shows changing pattern of patches of exposed dentine on the raised surfaces. Possibly this could be used as an accurate basis for the age grouping of individuals of a population. This is preliminarily shown on a small sample of ear-marked specimens of the garden-dormouse in a population of NE-Bavaria.

Literatur

Herold, W. (1958): Die Variabilität der Zahnwurzeln bei Schläfern (Muscardinidae). Zool. Beitr. Berlin N. F. **4**, 77—82.

Miller, G. (1912): Catalogue of the mammals of Western Europe. London.

Shorten, M. (1954): Squirrels. The New Naturalist Series. London.

Sidorowicz, J. (1959): Cranial measurements of the garden-dormouse *(Eliomys quercinus superans* Ognev and Straganov, 1936) from European part of USSR. Acta Theriol. Bialowieza. **3**, 308—309.

Stehlin, H. (1934): Über das Milchgebiß der europäischen Schlafmäuse. Verh. Naturforsch. Ges. Basel **45**, 98—108.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. H. Kahmann, Zoologisches Institut, 8 München 2, Luisenstraße 14 und Dr. Th. Staudenmayer, Landesanstalt für Wein- und Gartenbau, 6222 Geisenheim, Rothenbergstraße 41

Die alkalische Leukocytenphosphatase als Unterscheidungsmerkmal für *Apodemus sylvaticus* und *flavicollis*[1,2]

Von H. E. Schaefer, R. Fischer und E. von Lehmann

Aus dem Pathologischen Institut der Universität zu Köln — Direktor: Prof. Dr. M. Eder und dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn Direktor: Prof. Dr. M. Eisentraut

Eingang des Ms. 28. 10. 1967

Die vergleichende Hämatologie hat mit Hilfe der klassischen Färbemethoden gezeigt, daß bei den verschiedenen Wirbeltieren Unterschiede in der Morphologie der weißen Blutzellen bestehen. Auf Grund zahlreicher cytomorphologischer Kriterien (Zellgröße, Kernform, unterschiedliche Färbbarkeit der spezifischen Granula usw.) können Klassen, Ordnungen und auch manche Familien von einander abgegrenzt werden (Übersicht bei Andrew, 1965). Neuere elek-

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft

[2] Nach einem Vortrag auf der 41. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde, Bonn 1967

tronenmikroskopische Untersuchungen (OSAKO, 1959) lassen erkennen, daß auch die Ultrastruktur z. B. der Granula der eosinophilen Leukocyten bei einigen untersuchten Tiergruppen erhebliche, offenbar familienspezifische Differenzen aufweist. UNDRITZ, LANG und VAN OYE (1956) konnten gewisse Familien (Feliden, Hyänen, Procaviiden und Rhinozeros) aus der Klasse der Säuger durch den cytochemischen Nachweis der Peroxydase abgrenzen: Dieses Ferment fehlt in den eosinophilen Granulocyten der genannten Familien völlig, während es in dieser Zellform bei allen anderen Säugern anzutreffen ist.

Wenn hämatologische Merkmale für die Taxonomie keine wesentliche praktische Bedeutung erlangt haben, so mag das an dem Umstand liegen, daß mit den bisher angewandten Methoden nur Unterschiede zwischen solchen Tiergruppen feststellbar waren, deren Trennbarkeit vom Standpunkt der Systematik ohnehin außer Diskussion stand; vor allem fehlten artspezifische Unterscheidungsmerkmale.

Die zahlreichen neuen cytochemischen Fermentnachweismethoden scheinen aber gerade diese fehlenden artspezifischen Kriterien zu liefern. Nachdem wir in vorangegangenen Untersuchungen (SCHAEFER und FISCHER, 1964) konstante, arttypische Unterschiede im Fermentmuster der Blutzellen von Albinomaus und Laborratte gefunden hatten, sind wir in einer systematischen Untersuchung der Frage nachgegangen, ob die verwandten, wild lebenden Muridenarten ähnliche, arttypische Fermentmuster besitzen. Hier sollen die Ergebnisse mitgeteilt werden, die beim Nachweis der alkalischen Leukocytenphosphatase an den Blutzellen der Waldmaus *(Apodemus sylvaticus)* und der Gelbhalsmaus *(Apodemus flavicollis)* gewonnen wurden.

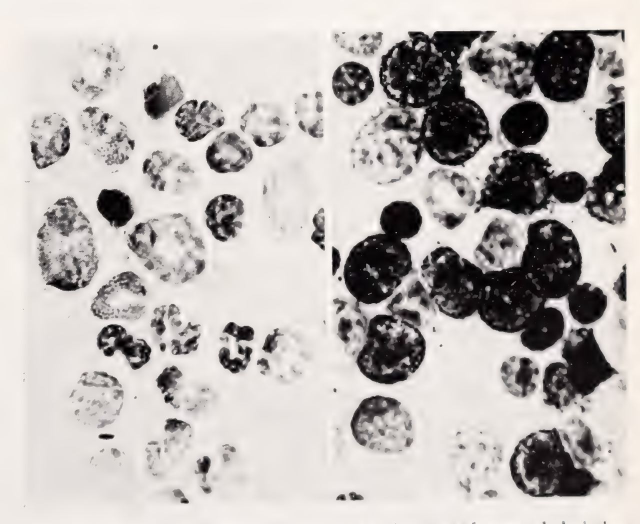
Material und Methodik

Die Tiere (14 Waldmäuse und 22 Gelbhalsmäuse) wurden in lebend fangenden Fallen getrappt; einige Tiere stammten aus einer Laboratoriumszucht. Unmittelbar nach der Dekapitation wurden von Blut und Knochenmark Ausstrichpräparate angefertigt, an denen alkalische Phosphatase mit der cytochemischen Methode von KAPLOW (1955) nachgewiesen wurde.

Ergebnisse

Bei allen untersuchten *Waldmäusen* fehlte alkalische Phosphatase in den neutrophilen, eosinophilen und basophilen Granulocyten im Blut sowie in den entsprechenden Vorstufen (Myelocyten) im Knochenmark (s. Abb., links). Auch Lymphocyten und Monocyten reagierten negativ. Eine positive Reaktion gaben nur Kapillaren, Osteoblasten und einzelne Retikulumzellen.

Demgegenüber zeichneten sich die neutrophilen Granulocyten der *Gelbhalsmaus* durch eine deutliche Phosphataseaktivität aus. Das gilt sowohl für die im Knochenmark befindlichen Vorstufen (s. Abb., rechts) als auch für die reifen Formen im Blut. Dort lassen sich neben enzymnegativen verschieden stark positiv reagierende Granu-



Nachweis der alkalischen Phosphatase im Knochenmark bei der Waldmaus (links) mit fehlender Enzymaktivität und bei der Gelbhalsmaus (rechts) mit starker Reaktion im Cytoplasma der neutrophilen Granulocyten. Kerngegenfärbung mit Mayers Hämalaun

Tabelle 1

Gegenüberstellung des Phosphataseindex und der morphologischen Bestimmungsmerkmale bei *Apodemus flavicollis* und *sylvaticus*

Nr.	Herkunft	Sex	CB	Ob. Zhr.	Hf.	Alter	Art	Phosphatase-Index ♂	Phosphatase-Index ♀	Bemerkungen
				Gelbhalsmaus *(Apodemus flavicollis)*						
F 10	Tomburg	♀	—	—	—	—	*Ap. fl.*		ca 200	tot gefangen
F 33	Zucht (Grie-	♂	27,2	4	24	4	»	68		"*wintoni*"
F 34	chenland ?)	♀	26	4,1	24	5	»		58	»
F 35	»	♂	27	4	25	4	»	69		*fast geschlossen*
F 36	»	♂	26,5	4	25	4	»	74		"*wintoni*"
F 38	»	♂	27,8	4	25	4	»	ca 70		"*princeps*"
F 39	»	♂	27	4,1	25	4	»	60		"*wintoni*"
F 40	»	♀	25,2	3,9	24,5	3—4	»		15	fast geschlossen
F 41	»	♀	—	—	—	—	»		39	entlaufen
F 43	»	♀	24,3	3,9	22	4—5	»		106	"*wintoni*"
F 45	»	♂	(27,5)	4,2	25	4	»	ca 60		»
F 52	Kottenforst	♀	25,7	4,2	—	5	»		260	»
F 59	Tomburg	♂	(20,9)	(3,8)	(23)	juv.!	»	275		"*wintoni*"?
F 60	St. Goar	♀	25,7	4,1	23	4—5	»		212	"*wintoni*"
F 61	Tomburg	♂	—	4	22	2	»	306		»
F 62	Kottenforst	♂	25,2	4	23	5	»	203		»
F 72	Impekoven	♀	25,4	4,1	ca. 24	2—3	»		314	"*princeps*"
F 80	Venusberg	♂	(20)	(3,4)	(22)	juv.!	»	332		"*wintoni*"?
F 81	»	♂	(21,5)	(4,1)	(23,5)	juv.!	»	14		"*wintoni*"
F 82	»	♀	24,3	4	23	3—4	»		342	hoch grav. "pr."
F 86	Impekoven	♂	26,6	4,4	24,5	5	»	125		"w" 1 Mon. Gefang.
F 87	Kottenforst	♀	24,8	4	24	5	»		116	» »
				Waldmaus *(Apodemus sylvaticus)*						
F 11	Tomburg	♂	—	—	—	—	*Ap. sylv.*	0		
F 12	»	♂	—	—	—	—	»	0		
F 13	»	♀	—	—	—	—	»		0	
F 14	»	♂	—	—	—	—	»	0		
F 15	»	♀	—	—	—	—	»		0	
F 28	»	♂	24,3	4,1	23	4	»	0		grau, verl. Br. fl.
F 37	Zucht (Bonn?)	♂	23,7	3,6	23	4—5	»	0		grau, ohne Ha. fl.
F 42	» »	♂	24,3	3,7	22	4	»	0		grau, typ. sylv
F 44	» »	♂	24,5	3,7	21,5	5	»	0		heller, kl. Fleck
F 46	Kottenforst	♀	22,8	4	—	2—3	»		0	hoch grav.
F 51	»	♂	—	—	—	—	»	0		
F 57	b. Paderborn	♀	—	—	—	—	»		0	hoch grav.
F 65	Kottenforst	♂	24,4	3,9	—	4—5	»	0		
F 91	Jütland (Dän.)	♀	22,1	3,7	—	3	»		0	

Einstufung aller Tiere nach den klassischen Merkmalen des Schädels (CB = Condylobasallänge des Schädels, Ob. Zhr. = Länge der oberen Zahnreihe, Spalte 5 = Altersklasse der Zahnabnutzung nach Felten 1952) und der Hinterfußlänge ohne Kralle (= Hf.) sowie eine Angabe der charakteristischen Brustzeichnung: "*wintoni*"-Typ = durchgehendes Halsband, "*princeps*"-Typ = unterbrochenes Halsband (beides Kennzeichen der Gelbhalsmaus) bzw. graue Unterseite, kleiner, fehlender oder verlängerter Brustfleck (in der Symmetrieebene des Körpers) = Kennzeichen der Waldmaus. Nur unter Berücksichtigung auch dieser letztgenannten Merkmale war eine eindeutige Artbestimmung nach der alten Methode möglich (= Spalte 6).

locyten unterscheiden. Eosinophile Granulocyten besaßen auch bei *Apodemus flavicollis* keine cytochemisch nachweisbare alkalische Phosphatase. Über den Fermentgehalt der Basophilen läßt sich keine sichere Aussage treffen, da deren Granula im Fermentpräparat nicht sicher identifizierbar sind.

Der Anteil der stark, schwach oder negativ reagierenden Neutrophilen ist bei den einzelnen Gelbhalsmäusen sehr verschieden. Eine Maßzahl für die individuelle Aktivität der alkalischen Leukocytenphosphatase erhält man, wenn in jedem zu beurteilenden Blutausstrich 100 neutrophile Granulocyten je nach ihrer Reaktionsstärke in die Klassen 0 bis 4 eingeordnet werden. Die Addition aller gefundenen Klassenziffern ergibt den sog. Phosphataseindex (KAPLOW, 1955). Die auf diese Weise bei 22 Gelbhalsmäusen ermittelten Phosphataseindices sind in Tab. 1 aufgeführt und denjenigen der 14 untersuchten Waldmäuse gegenübergestellt. Man erkennt bei den Gelbhalsmäusen eine breite Streuung der Werte, die zwischen 14 und 342 liegen. Demgegenüber erscheint bei den Waldmäusen nur der Index „0", d. h. eine fehlende alkalische Phosphatase in allen Granulocyten. Geschlechtsunterschiede scheinen nicht zu bestehen. Der höchste Wert (342) wurde bei einem graviden Weibchen von *Apodemus flavicollis* gefunden.

Diskussion

Gelbhalsmäuse und Waldmäuse stellen nahe verwandte Arten dar, die sich erst in relativ junger erdgeschichtlicher Zeit differenziert haben. Als entsprechende Zeiträume werden das Jungpleistozän (JANOSSY, 1961; VON LEHMANN, 1962) bzw. Riss II (BATE, 1962) angegeben. Diese nahe Verwandtschaft wird schon in der großen Ähnlichkeit der Phänotypen deutlich. Da bei manchen Individuen die kennzeichnenden Merkmale der Fellfärbung mangelhaft ausgebildet sind und sich die Körpermaße der beiden Arten bisweilen überschneiden, ist die Artbestimmung oft erschwert. Wie aus Tab. 1 hervorgeht, scheint die Höhe des Phosphataseindex jedoch von solchen Abweichungen unabhängig zu sein: Auch jene Gelbhalsmäuse mit auffallend geringer Länge des Schädels und Hinterfußes (F 43, 80, 61) zeigten hohe Phosphataseindices. Insbesondere läßt die breite Streuung der Phosphatasewerte keine Beziehung zu bestimmten abweichenden Körpermaßen erkennen.

Der höchste Wert wurde bei einem graviden Gelbhalsmaus-Weibchen gefunden; das legt die Vermutung nahe, daß die Höhe der Phosphataseaktivität in den neutrophilen Granulocyten von ähnlichen Steuerungsvorgängen beeinflußt wird, wie sie beim Menschen bekannt sind (VALENTINE und Mitarb., 1957; CLIMIE und Mitarb., 1962). Unabhängig von solchen funktionsbedingten Einflüssen bleibt aber bei *Apodemus flavicollis* stets eine gewisse Basisaktivität erhalten.

Zusammenfassung

Der Index der alkalischen Leukocytenphosphatase wurde bei 14 Waldmäusen und bei 22 Gelbhalsmäusen bestimmt. Er betrug bei allen Waldmäusen 0. Bei den Gelbhalsmäusen wurden positive Indices zwischen 14 und 342 gefunden. Der Defekt der alkalischen Phosphatase in den neutrophilen Granulocyten der Waldmaus kann daher als Unterscheidungsmerkmal für die beiden untersuchten Arten gewertet werden.

Summary

The reactivity of leukocyte alkaline phosphatase was scored (according to the method of KAPLOW 1955) in 14 mice of the species *Apodemus sylvaticus* and in 22 mice of the species *A. flavicollis.* All scores of *A. sylvaticus* were 0. On the other hand *A. flavicollis* proved positive scores ranging from 14 to 342. It is concluded, that the complete defect of alkaline phosphatase in neutrophilic granulocytes of *A. sylvaticus* is a good sign of distinction for these both species.

Literatur

Andrew, W. (1965): Comparative Hematology. Grune and Stratton, New York.

Bate, D. M. A. (1942): Pleistocene Murinae from Palestine. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. **11**, 465—486.

Climie, A. R. W., Heinrichs, W. L., and Foster, I. J. (1962): Neutrophilic alkaline phosphatase test. Am. J. Clin. Path. **38**, 95—103.

Felten, H. (1952): Untersuchungen zur Ökologie und Morphologie der Waldmaus *(Apodemus sylvaticus* L.) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis* Melchior) im Rhein-Main-Gebiet. Bonn. Zool. Beitr. **3**, 187—206.

Janossy, D. (1961): Die Entwicklung der Kleinsäugerfauna Europas im Pleistozän (Insectivora, Rodentia, Lagomorpha). Z. Säugetierkunde **26**, 40—50.

Kaplow, L. S. (1955): A histochemical procedure for localizing and evaluating leukocyte alkaline phosphatase activitiy in smears of blood and marrow. Blood **10**, 1023—1029.

Lehmann, E. von (1962): Die Langschwanzmäuse der Gattung *Apodemus* im Hohen Venn. Decheniana **114**, 177—185.

Osako, R. (1959): An electron microscopic observation on the specific granules of eosinophil leukocytes of vertebrates. Acta haemat. jap. **22**, 134—150.

Schaefer, H. E. und Fischer, R. (1964): Enzymhistochemische Untersuchungen an den Gewebeleukocyten im Vergleich zu Blut- und Bindegewebszellen bei Maus und Ratte. Virchows Arch. path. Anat. **338**, 130—142.

Undritz, E., Lang, E. M., et Oye, E. van (1956): La réaction peroxydasique des éosinophiles comme moyen de taxonomie (classification) des mammiféres. Sang **27**, 513—515.

Valentine, W. N., Follette, J. H., Solomon, D. H., and Reynolds, J. (1957): The reactionship of leukocyte alkaline phosphatase to „stress", to ACTH, and to adrenal 17-OH-corticosteroids. J. lab. clin. Med. **49**, 723—737.

Anschrift der Verfasser: Dr. H.-E. Schaefer und Priv.-Doz. Dr. R. Fischer, Pathologisches Institut der Universität Köln, 5 Köln, Joseph-Stelzmann-Straße 9 und Prof. Dr. E. von Lehmann, Museum Alexander Koenig, 53 Bonn, Konrad-Adenauer-Allee 150

Eine neue *Apodemus*-Art (Muridae, Mammalia) von der Insel Krk, Jugoslawien

Von Djordje Mirić

Eingang des Ms. 22. 7. 1967

Während eines Aufenthaltes im Sommerfrische-Ort Baška auf der Insel Krk in der Quarner-Bucht der nördlichen Adria, habe ich 34 Exemplare Kleinsäuger gesammelt. In dieser Sammlung sind 8 Arten vertreten: *Crocidura suaveolens, Myotis oxygnathus, Miniopterus schreibersi, Glis glis, Mus musculus, Rattus rattus, Apodemus sylvaticus* und 3 Exemplare, die *Apodemus mystacinus* ähneln, aber auf den ersten Blick von den Vertretern dieser Art viel kleiner und lichter erscheinen.

In einer Arbeit über die Säugetiere der Insel Krk, die 1965 erschien, führt B. Djulić 10 Arten an. Dabei wurden *M. oxygnathus, Min. schreibersi* und *G. glis* für diese Insel nicht angeführt. Ebenso wurde auch *A. mystacinus* nicht erwähnt.

Wie bekannt, ist die Felsenmaus, *A. mystacinus* Danford et Alston, 1877, eine balkanisch-anatologische Art. Auf der Balkan-Halbinsel ist sie durch die Unterart *A. m. epimelas* Nehring, 1902, vertreten, die Griechenland (Ondrias, 1966), Südwest-Bulgarien (Pechev, 1962 und Markov, 1962), Albanien und Jugoslawien besiedelt. In Jugoslawien ist sie in Makedonien, den südlichen Teilen Serbiens, in Kosmet, Montenegro, Süd-Hercegovina und Dalmatien (Mirić, 1966a) verbreitet. Von B. Djulić

(1960 und 1966) wurde diese Maus auch weiter westlich, bei Šibenik und an der Quarner-Küste bei Crikvenica, auf dem Festland gegenüber der Insel Krk, nachgewiesen.

Die Vertreter der Unterart *A. m. epimelas* von der Balkan-Halbinsel unterscheiden sich unbedeutend von Exemplaren aus Kleinasien und Georgien *(A. m. mystacinus)*. Die Pelzfarbe, die sonst bei dieser Art sehr variabel ist, erscheint bei *A. m. epimelas* nur ganz wenig heller und die Dimensionen sind etwas größer als bei *A. m. mystacinus* (Mirić, 1966a). Andere morphologische Eigenschaften sind im ganzen Verbreitungsgebiet der Art ziemlich einheitlich, trotz der räumlichen Entfernung und Abtrennung einzelner Populationen durch Meere. Dagegen unterscheiden sich von diesen, trotz einiger Ähnlichkeit, die Exemplare von der Insel Krk ganz entschieden in Größe, Pelzfarbe und Schädelmerkmalen.

Von den drei erbeuteten Exemplaren der Felsenmaus von der Insel Krk waren zwei (Col. No 135—65 und 104—65) sehr alt und eins (Col. No 116—65) jugendlich. In meinen vorigen Arbeiten über die Felsenmaus aus Jugoslawien (Mirić 1966a, 1966b) klassierte ich, auf Grund der Molarenabnutzung, die Exemplare aus Jugoslawien in fünf Altersklassen. Diese Klassifikation anwendend kann man die beiden adulten Exemplare in die Klasse V und das jugendliche in die Klasse II einreihen.

Eines der Exemplare wurde in einem *Pinus-Wald* auf kalkfelsiger Unterlage auf 350 m ü. M. und zwei unter Pappel- und Weidenwurzelgeflecht unmittelbar am Ufer des Flüßchens Vela Rika bei Baška erbeutet. Obwohl weitere Exemplare dieser interessanten Form, wegen genauerer Untersuchung, sehr erwünscht waren, konnten bisher keine solchen eingebracht werden.

Übersicht der Abmessungen von drei Felsenmaus-Exemplaren von der Insel Krk verglichen mit dem Maßbereich und Mittelwert (Mirić, 1966 b) adulter Exemplare vom Festland Jugoslawiens

Lokalität	Baška, Insel Krk			Festland Jugoslawiens	
No PMB	4288	4257	4269		
(Naturkunde-Museum, Beograd)	Typus	Topotypen		Min. — Max.	Mittel
Col. No	135—65	104—65	116—65		
Sex	m. ad.	w. ad.	m. juv.		
Kopfrumpflänge (KR)	113	102	93	100 —130	114,3
Schwanzlänge (Schw)	(69def.)	(def.)	83	102 —140	121,3
Hinterfußlänge (Hf)	24,1	22,4	22,5	24,0— 27,7	26,0
Ohrlänge (Ohr)	16,0	(def.)	14,5	16,5— 21,6	20,0
Gewicht in g (Gew)	36	28	22	27 — 56	41,8
Condilobasallänge (CB)	25,0	24,9	22,4	25,5— 30,0	28,2
Größte Schädellänge (GSL)	27,2	27,3	24,6	28,4— 32,4	31,0
Jochbogenbreite (Zg)	13,5	13,7	12,7	14,2— 16,8	15,3
Breite zwisch. d. Orbiten (Or)	4,3	4,3	4,2	4,3— 5,0	4,7
Schädelbreite (SchB)	12,1	12,4	12,0	13,4— 14,9	14,2
Schädelhöhe in d. Mitte (SchH)	8,6	8,4	8,0	8,8— 10,5	9,5
Schädelhöhe mit Bullae (GSchH)	9,7	9,8	9,3	10,4— 11,7	11,0
Nasenbeinlänge (Na)	10,1	9,8	9,2	10,0— 13,4	11,9
Diastema (Dia)	7,6	7,4	6,6	7,1— 9,0	8,1
Obere Molarenreihe (OMR)	4,4	4,5	3,8	4,7— 5,4	5,1
Untere Molarenreihe (UMR)	3,8	3,9	3,7	4,6— 5,4	5,0
Unterkieferlänge (Md)	14,7	14,4	13,3	15,3— 18,4	16,5
Altersklasse (Zahnabnutzung)	V	V	II	III—V	III—V

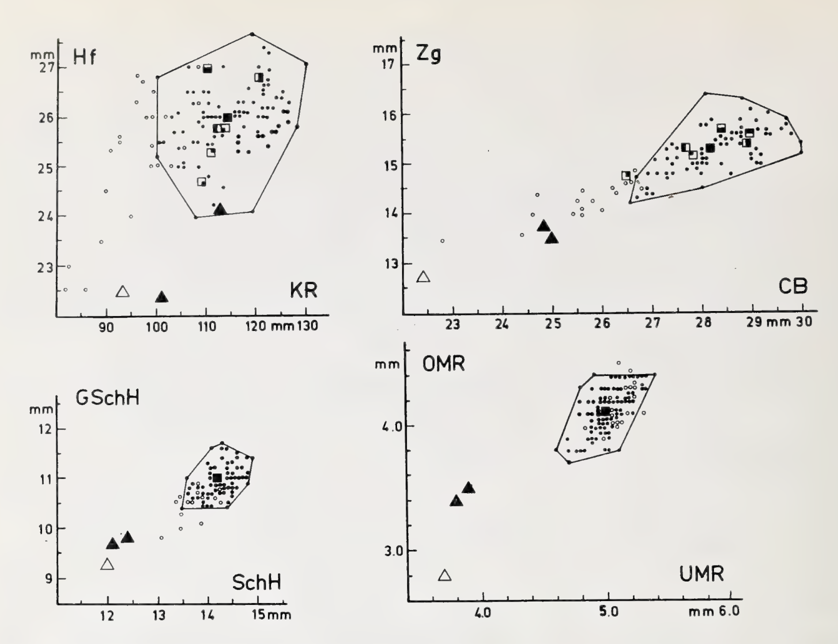


Abb. 1. Maßverhältnisse von *Apodemus krkensis* sp. n. von der Insel Krk (▲△) und *A. mystacinus* Danf. et Alst. vom Festland Jugoslawiens (●). Volle Zeichen (▲●) — adulte, leere (△○) — juvenile Individuen. Adulte Exemplare von *A. mystacinus* mit voller Linie eingefaßt, deren Mittelwert — ■. Vergleichsweise sind bei Schw : KR und Zg : Cb auch Mittelwerte erwachsener Exemplare von *A. mystacinus* aus anderen Populationen eingezeichnet, und zwar

◧ von Bulgarien I (Pechev, 1962),	◩ Kleinasien,
◨ und Bulgarien II (Markov, 1962),	◪ Georgien,
⬒ Griechenland,	◪ Rhodos,
⬓ Peloponnes,	◪ Kreta.

(Angaben und Quellen s. Mirić, 1966 a, Tab. 2 und 3). (Abkürzungen s. in Maßtabelle)

In bezug auf die anderen Arten der Gattung *Apodemus* ähneln die drei Exemplare von der Insel Krk am meisten der Felsenmaus *A. mystacinus.* Die Pelzfarbe der Körperoberseite ist grau, und die zwei ersten oberen Molaren besitzen auf der Kaufläche in der äußeren Reihe vier Höcker. Beides sind gute Merkmale zur Kennzeichnung von *A. mystacinus.*

Trotz großer Ähnlichkeit sind die Unterschiede zwischen den Felsenmaus-Exemplaren von der Insel Krk und vom Festland Jugoslawiens, mit denen ich sie unmittelbar vergleichen konnte, bedeutend. Vor allem ist das an den Körper- und Schädeldimensionen bemerkbar, die bei den ersten durchschnittlich um 10% geringer sind als bei Vertretern aller Felsenmaus-Unterarten. Im Gewicht ist der Unterschied noch bedeutender: die zwei adulten Exemplare von der Insel Krk wogen 28 und 36 g, während 9 Exemplare der IV. und V. Altersklasse aus festländischen Teilen Jugoslawiens von 47 bis 54, durchschnittlich 50,7 g wogen.

Nach Angaben aus Mirić, 1966a, Tab. 2 und 3 ist ersichtlich, daß die Körper- und Schädelmaße, wie auch das Gewicht der Felsenmaus vom Kaukasus bis Dalmatien von Population zu Population leicht auf und ab schwanken, aber keinen Übergang zu den Maßen der Exemplare von der Insel Krk aufweisen. Zwischen den Maßen der Exemplare von der Insel Krk und den Maßen der Exemplare von *A. mystacinus* aus den festländischen Teilen Jugoslawiens, wie auch aus anderen Teilen des Areals der Art

besteht ein gut ausgeprägter Hiatus. Diesem Hiatus ist eine große Bedeutung beizumessen. Er deutet auf eine bedeutendere verwandtschaftliche Entfernung der in Frage stehenden Formen.

Um diesen Hiatus bzw. Fehlen einer Intergradation der Maße noch augenscheinlicher zu machen, stellen wir (Abb. 1) im Koordinatensystem die Verhältnisse folgender Maße auf: Schw : KR; Zg : CB; SchB : GSchH und OMR : UMR. (Abkürzungen in Maßtabelle).

Außer in den Dimensionen, sind bei den Exemplaren von der Insel Krk auch andere Verschiedenheiten zu beobachten. Wie oben erwähnt, ist die Farbe der Exemplare von der Insel Krk auf der Körperoberseite zwar grau, aber heller als bei *A. mystacinus.* Die Flanken sind bei ihnen blaßgrau (sandgrau) und hellgelb überflogen. Entlang des Scheitels und Rückens ist der Überflug hell- bzw. blaßbraun. Am Exemplar No 104—65 kommt die gelbe Farbe weniger zum Ausdruck — Flanken hellgrau, Rücken nur wenig dunkler als Flanken — so daß das ganze Fell etwas dunkler erscheint als bei den zwei anderen Exemplaren. Ein dunkelbrauner oder schwarzer Überflug, wie er bei *A. m. epimelas* und, nach SCHIDLOVSKI (1953), an den Exemplaren aus Kleinasien und vom Kaukasus zu beobachten ist, ist an keinem der drei Exemplare von der Insel Krk festzustellen. Exemplar No 116—65, das juvenil oder subadult ist (Testis-Durchmesser 12×8 mm), zeigt kein besonderes Jugendkleid, das jungen *A. m. epimelas* entsprechen würde. Der Wechsel des Jugendkleides ist bei diesem Exemplar, anscheinend, gerade abgelaufen: Härungsspuren sind noch auf dem Scheitel und unter dem Schwanz erkennbar.

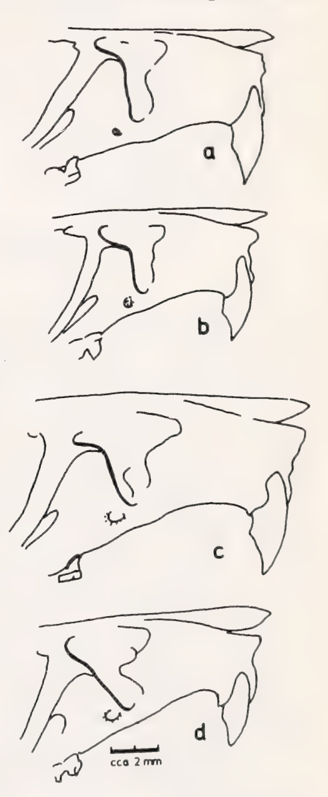


Abb. 2. Seitenansicht des Rostrums mit Vorderrand der Anteorbitalplatte („masseteric-plate") von *A. krkensis* sp. n. (a.—b.) und *A. mystacinus* D. et A. (c—d). Exemplare: a) PMB No 4288 (Col. No 135—65) Typ, Sex m. (Altersklasse V), 24. 7. 1965, Baška, Insel Krk; b) PMB No 4269 (Col. No 116—65) Topotyp, Sex m. (Altkl. II), 15. 7. 1965, Baška; c) PMB No 1430 (Col. No 179—56), Sex m. (Altkl. IV), 23. 7. 1956, Šipokno, Ohrid, Makedonien; d) PMB No 1443 (Col. No 192—56), Sex m. (Altkl. II), 28. 7. 1956, Šipokno

Der Unterschied in der Färbung der Unterseite ist deutlicher. Exemplare von *A. mystacinus* sind unten weiß, manchmal leicht rahmfarben überflogen. Die Exemplare von der Insel Krk sind unten grau; zwei sind ganz wenig und eins (Col. No 135—65) etwas mehr weiß überflogen. Ein Kehlfleck ist bei keinem der drei Exemplare zu bemerken. Der Übergang zwischen der Färbung der Ober- und Unterseite ist allmählich, während bei *A. mystacinus* eine scharfe Seitenlinie ausgeprägt ist. Hinsichtlich der Unterseitenfärbung und des Farbüberganges zwischen Ober- und Unterseite verhält sich *A. mystacinus* gegenüber den drei von der Insel Krk erbeuteten Exemplaren wie typisch gefärbte Exemplare von *A. flavicollis* und *A. sylvaticus.*

Im Schädelbau unterscheiden sich die Exemplare von der Insel Krk ebenfalls bedeutend von *A. mystacinus.* Wie bekannt, unterscheiden sich *A. mystacinus* von den anderen *Apodemus*-Arten Europas durch einen schräg stehenden Vorderrand der Anteorbitalplatte („masseteric plate") und spitzig ausgezogene Vorderwinkel der Scheitelbeine. Diese Merkmale habe ich (MIRIĆ, 1966a) sogar zur Charakterisierung der,

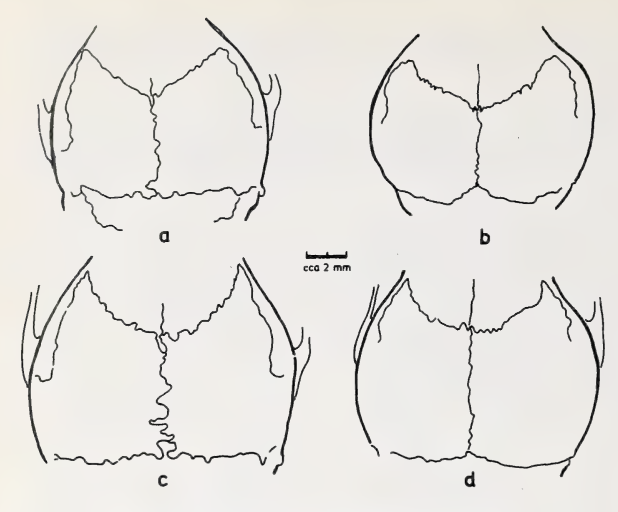


Abb. 3. Form der Scheitelbeine, Parietale. Exemplare s. Abb. 2

für *A. mystacinus* aufgestellten, Untergattung *Karstomys* Martino herangezogen. Bei Exemplaren von der Insel Krk ist der Vorderrand der Anteorbitalplatte senkrecht (Abb. 2), und die äußeren Vorderwinkel der Scheitelbeine sind nicht spitzig ausgezogen. Die Nähte zwischen den Scheitel- und Stirnbeinen bilden bei *A. mystacinus* einen Halbkreis (Abb. 3) und bei den Exemplaren von der Insel Krk einen, mit der Spitze nach hinten gerichteten, stumpfen Winkel (von ca. 110° bei adulten und ca. 120° beim juvenilen Exemplar). Der Ansatzpunkt der Sehne des Kaumuskels an der Anteorbitalplatte (vorn unten) hat bei *A. mystacinus* die Form eines flachen Höckers, bei Exemplaren von der Insel Krk die einer kleinen Vertiefung.

An den Nasenbeinen (Abb. 4) sind die äußeren Seiten bei *A. mystacinus* gerade (ältere) oder leicht nach außen (jüngere Exemplare) gebogen, selten kaum merklich nach innen. Bei jedem der drei Exemplare von der Insel Krk sind sie merklich nach innen gebogen, so daß die Nasenbeine in der Mitte leicht eingeschnürt aussehen.

Der Hinterteil des harten Gaumens (Abb. 5) bildet bei *A. mystacinus* in der Mitte eine erhöhte Platte die seitlich von zwei Kanälen begrenzt ist. Laterale Fortsätze dieser Platte überflügeln die seitlichen Kanäle mehr oder weniger, manchmal auch vollständige Brücken bildend (z. B. bei Col. No 179—56). Am Hinterrand des harten Gaumens ist bei *A. mystacinus* in der Mitte ein Höcker oder eine Spitze ausgezogen. Bei den Exemplaren von der Insel Krk fehlt die erhöhte Platte mit ihren lateralen Fortsätzen und die seitlichen Kanäle sind nicht entwickelt. Ebenso fehlt ein Höcker in der Mitte des Hinterrandes am knöchernen Gaumen.

Unterschiedlich sind auch die vertikalen Fortsätze der Pterygoidea — die Processi hamularis (Abb. 5). Bei den Exemplaren von der Insel Krk ist das hintere Ende dieser Fortsätze weit von den Gehörblasen — Bullae osseae — entfernt. Bei *A. mystacinus* reichen sie bis zur Linie, die die Vorderränder der Gehörblasen verbindet (ältere) oder überschreiten diese mit ihren hinteren Enden (jüngere Exemplare); selten berühren sie die Gehörblasen selbst.

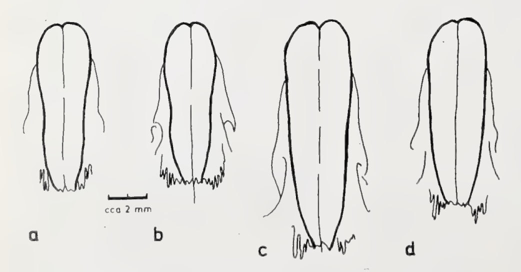


Abb. 4. Form der Nasenbeine, Nasalia. Exemplare s. Abb. 2

Am Unterkiefer (Abb. 6) ist bei den Exemplaren von der Insel Krk die hintere Hälfte verhältnismäßig kürzer, und der Vorderrand der Ansatzfläche des Kaumuskels reicht bereits bis an den Hinterrand des Foramen mentale heran. Bei *A. mystacinus* fängt die Ansatzfläche des Kaumuskels etwas entfernter vom Foramen mentale, unterhalb des Vorderrandes des ersten unteren Molaren an.

Wie aus den oben gegebenen Maßangaben ersichtlich ist, sind die Zähne (Abb. 7) der Exemplare von der Insel Krk bedeutend kleiner als bei *A. mystacinus.* Außer diesen quantitativen Unterschieden bestehen auch qualitative. Bei Col. No 135–65 und 104–65 sind die Kauflächen der Molaren so weit abgewetzt, daß kein Höckermuster mehr sichtbar ist, während bei Col. No 116–65 die Höcker gut sichtbar sind. In der oberen Molarenreihe bestehen bei M^1 und M^2 vier Höcker am Außenrand der Kaufläche, wie bei *A. mystacinus,* wodurch sich beide Formen von den anderen Arten der Gattung *Apodemus* unterscheiden. Nur ist am M^1 von Col. No 116–65 der vierte Höcker kleiner als bei *A. mystacinus* und am M^2 ist er ganz klein, gerade noch feststellbar. An der Außenseite des M^3 ist bei Col. No 116–65 eine Schmelzeinbuchtung zu erkennen, die ca. $^1/_3$ in die Kaufläche eindringt. Diese Einbuchtung ist bei den mir erreichbaren Exemplaren von *A. mystacinus* aus Jugoslawien viel geringer, meistens nur angedeutet.

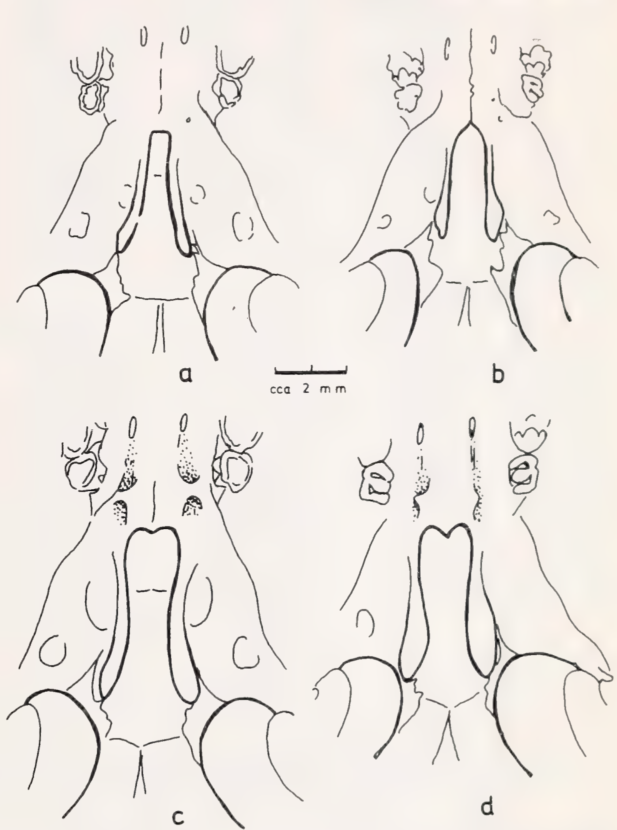


Abb. 5. Hinterteil des knöchernen Gaumens mit Processi hamularis der Pterygoidea. Exemplare s. Abb. 2

In der unteren Zahnreihe sind die Molaren ebenfalls *mystacinus*-ähnlich gebaut, nur ist die Zahl der kleinen Höcker am Außenrand der Kaufläche bei No 116–65 geringer: bei M_1 nur 3, bei M_2 nur 2. Bei *A. mystacinus* aus Jugoslawien sind am M_1 4–7 (durchschn. 4,83) und bei M_2 3–5 (durchschn. 3,87) kleine Höcker am buccalen Kauflächenrand zu beobachten.

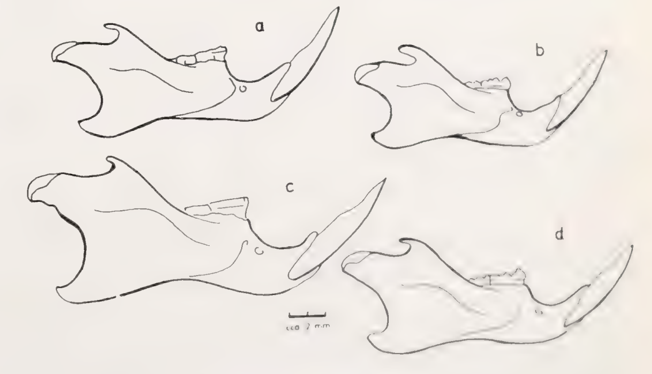


Abb. 6. Unterkiefer, Seitenansicht, Exemplare s. Abb. 2

Abschließend ist festzustellen, daß die Exemplare von der Insel Krk ohne Zweifel am nächsten mit der Art *A. mystacinus* verwandt und mit

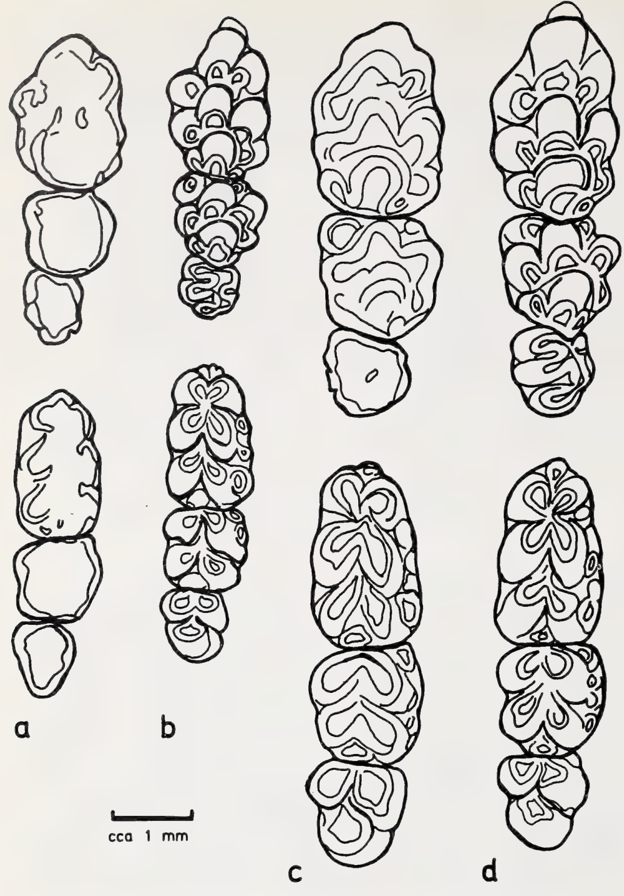


Abb. 7. Obere (links) und untere (rechts) Molarenreihe. Exemplare s. Abb. 2

dieser zur Untergattung *Karstomys* Martino einzureihen sind. Von der Untergattung *Apodemus s. str. (A. agrarius)* unterscheiden sich beide Formen durch die graue Farbe des Haarkleides, das Fehlen eines Aalstriches, große Ohren, das Fehlen der Supraorbitalleisten am Schädel und eine größere Höckerzahl in der Außenreihe der oberen Molaren M^{1-2}; von den Arten der Untergattung *Sylvimus* Ogn. et Vor. *(A. sylvaticus, A. flavicollis, A. microps)* unterscheiden sie sich durch das graue Haarkleid, durch das Fehlen des Kehlfleckes und eine größere Höckerzahl in der Außenreihe der oberen Molaren M^{1-2}.

Mit *A. mystacinus* haben die Exemplare von der Insel Krk gemeinsam eine graue Haarfarbe, das Fehlen eines Kehlfleckes, Aalstriches und der Supraorbitalleisten, die großen Ohren und vier Höcker in der Außenreihe an M_1 und M_2. Verschieden sind sie von *A. mystacinus* durch viel kleinere Maße und andere Proportionen (vorläufig nur andeutungsweise feststellbar), durch lichtere Färbung des Haarkleides an der Oberseite und an den Flanken, durch die graue Haarfarbe an der Körperunterseite und das Fehlen einer seitlichen Grenzlinie; weiter durch anders geformte Scheitelbeine, Nasenbeine und der hinteren Partie am harten Gaumen, durch senkrechte Vorderränder der Anteorbitalplatte, durch verhältnismäßig weiter nach hinten reichende Processi hamularis der Pterygoidea und, endlich, durch schwächere Entwicklung der vierten Höcker in der Außenreihe am M^1 und M^2 und geringere Höckerzahl am Außenrand der Kaufläche von M_1 und M_2.

Die Exemplare von der Insel Krk stellen, ohne weiteres, eine neue systematische Form dar. Wenn auch die kleineren Ausmaße der Exemplare, die blasser gefärbte Oberseite und das beobachtete Variieren der Zahnhöcker nur als quantitative, also als taxonomisch weniger bedeutende Abänderungen dieser Eigenschaften gedeutet werden können, würden auch diese schon einen Unterartrang der neuen Form sichern. Die graue Färbung der Unterseite, das Fehlen einer scharfen Trennungslinie an den Körperseiten, und besonders die Verschiedenheiten im Schädelbau sind qualitativ und gerechtfertigen die Anerkennung eines Artranges für diese neue Form.

Apodemus krkensis sp. n.

Typus: PMB No 4288 (Col. No 135–65), adultes Männchen. Kol. DJ. MIRIĆ am 24. 7. 1965. Balg mit ganzem Schädel.

Fundort des Types: Baška, Insel Krk, Quarner, Jugoslawien. Untersuchte Exemplare (Topotypen): PMB No 4257 (Col. No 104–65), adultes Weibchen; PMB No 4269 (Col. No 116–65), juveniles Männchen. Kol. DJ. MIRIĆ am 8. 7. 1965 und 15. 7. 1965 am gleichen Ort. Bälge mit ganzen Schädeln.

Maße des Types und der untersuchten Exemplare: Siehe Tabelle.

Geographische Verbreitung: Bekannt nur von Baška, Insel Krk.

Diagnose: Die Vertreter der neuen Art ähneln im allgemeinen den anderen Vertretern der Gattung *Apodemus,* besonders *A. mystacinus* aus der Untergattung *Karstomys* Martino. Die Fellfarbe ist oben und an den Flanken grau, nicht rotbraun und ohne Aalstrich. An den oberen Molaren M^1 und M^2 bestehen auf der Kaufläche in drei Längsreihen angeordnete Höcker: an jedem Zahn drei Höcker lingual, vier buccal.

Die neue Art unterscheidet sich von *A. mystacinus* durch kleinere Maße, heller gefärbte Körperoberseite, weißlichgraue Unterseite und allmählichen Übergang von der Oberseiten- zur Unterseitenfärbung.

Am Schädel sind, außer den kleineren Dimensionen, folgende Unterschiede hervorzuheben: der Vorderrand der Anteorbitalplatte verläuft senkrecht, nicht schräg nach vorn abfallend wie bei *A. mystacinus;* die äußeren Vorderwinkel der Scheitelbeine sind nicht spitz nach vorn ausgezogen; die Fronto-Parietal-Nähte bilden keinen Halbkreis, sondern sind gerade und laufen gegenseitig in einem stumpfen Winkel zusammen; die Außenseiten der Nasenbeine sind merklich eingebuchtet; die Oberfläche des knöchernen Gaumens ist im hinteren Teil fast eben, ohne erhöhte mediane Platte und tiefe laterale Längsfurchen; der Hinterrand des Palatinums ohne Höcker oder Spitze in der Mitte; die Hinterenden der Processi hamularis der Pterygoidea reichen nicht bis zwischen die Vorderränder der knöchernen Gehörblasen.

Apodemus krkensis sp. n.

Type specimen: PMB (Museum of Nat. History Belgrade) No 4288 (Col. No 135–65). Adult male collected by DJ. MIRIĆ July 24, 1965. Skin and complete skull.

Type locality: Baška, Island Krk, Quarner, Yugoslavia.

Specimens examinated in addition to the type (topotypes): PMB No 4257 (Col. No 104–65), adult femal; PMB No 4269 (Col. No 116–65), juv. male. Collected by DJ. MIRIĆ July 8, 1965 and July 15, 1965 on the same locality. Skins and complete skulls.

Measurements of type and two topotypes: See table.

Diagnosis: The representatives of the new species are broadly similar to the other representatives of the genus *Apodemus,* particularly to *A. mystacinus* of the subgenus *Karstomys* Martino. The coloration of the pelage is grey on the top and flanks, not reddish-brown, and is devoid of a dorsal stripe. In upper molars M^1 and M^2 the tubercles of the cheving surface are disposed in three longitudinal lines: three tubercles lingual, four at buccal side on each tooth.

The new species differs from *A. mystacinus* in having lesser measurements, lighter coloration of the upper part of the body, whitish-grey lower part and with gradual passage between them.

Concerning the skull, beyond reduced dimensions, the following distinctions should be pointed out: front margin of the anteorbital („masseteric") plate is vertical, not sloping forwards as in *A. mystacinus;* outer front angles of the parietals are not

pointlike protracted forwards; Fronto-parietal sutures do not form a semicircle, they are straight and convergent forming an obtuse angle; outer sides of nasalia are noticeably concave; rear part of the palatal surface is almost flat, missing the prominent median plate and lateral grooves; rear margin of the palatinum is without convexity or point in the middle; the rear ends of hamular processes of the pterygoids do not protrude between front margins of auditory bullae.

Literatur

Djulić, B. (1960): Un nouveau lieu de découverte du mulot repestre *Apodemus mystacinus epimelas* Nehring, 1902 en Yougoslavie. Mammalia, Paris **24**, 4, 542—544.

— (1965): La répartition des quelques petits Mammifères sur l'Ile de Krk (Adriatique septentrionale) au point de vue écologique. Rapp. Proc.-verb. réun. CIESMM, Paris **18**, 2, 517—520.

— (1966): New data concerning the occurrence of *Apodemus mystacinus epimelas* (Nehring, 1902) (Mammalia, Rodentia) in Jugoslavia. Vert. Hung., Budapest **7**, 1—2, 75—77.

Markov, G. (1962): Ökologisch-faunistische Untersuchungen der Insectivora und Rodentia in den Gebieten von Petrič und Goce Delčev (Südwestbulgarien). Bul. inst. zool. et mus., Sofia **11**, 5—30.

Mirić, Dj. (1966 a): Die Felsenmaus *(Apodemus mystacinus* Danford et Alston, 1877 — Rodentia, Mammalia) als Glied der Nagetierfauna Jugoslawiens. Z. Säugetierkunde, Hamburg **31**, 6, 417—440.

— (1966 b): Biometrische Angaben über die Felsenmaus *(A. mystacinus* D. et. A.) aus Jugoslawien. Glasn. Prir. muz., Beograd B **19**, 197—216.

Ondrias, J. C. (1966): The taxonomy and geographical distribution of the rodents of Greece. Säugtk. Mitt., München, **14**, Sonderheft, 1—136.

Pechev, Tz. (1962): Étude du mulot rupestre *Apodemus mystacinus* en Bulgarie. Mammalia, Paris **26**, 293—310.

Schidlovski, M. V. (1953): Die kleinasiatische Felsenmaus *(Silvimus mystacinus* Danf. et Alst.) in der Nagetierfauna Georgiens (Rodentia, Muridae). Arb. d. Zool. Inst. Ak. Wiss. GSSR, Tbilisi **12**, 135—168.

Anschrift des Verfassers: Djordje Mirić, Naturhistorisches Museum, Postfach 401, Beograd, Jugoslawien

Additions to our knowledge of Jentink's Duiker, *Cephalophus jentinki* (Thomas, 1892)

By James M. Dolan jr.

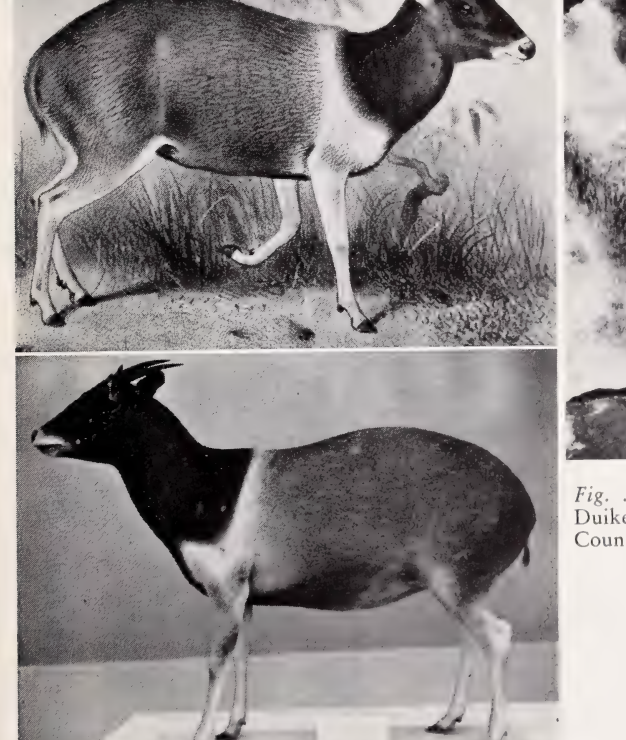
Eingang des Ms. 23. 10. 1967

Jentink's Duiker, *Cephalophus jentinki* (Thomas, 1892), is perhaps one of the least known and most mysterious of the recent West African forest antelopes. Like the Zebra Duiker, *Cephalophus doria* (Ogilby, 1827), Jentink's Duiker is distinguished from all other members of the genus by means of the unusual coloration of the pelage. The general color of the head, ears, neck, throat, breast and anterior part of the body extending back as far as the withers, and a narrow sternal line, is a dark sooty brown or uniform black. The posterior portion of the body is coarsely grizzled gray, each hair being ringed black and white. The dark anterior portions are separated from the grizzled body region by an obvious pure white band. The lips, chin, axillae, groin, fore and hind legs are whitish. In the type specimen in the British Museum and in each

of the two Leiden specimens there is a somewhat darker mark running along the outer side of the foreleg. The tail is sooty black, each hair with a white tip. The hairs of the darker colored portions of the body are particularly short and rather harsh in texture. The unusual coloration resembling that of the Old World Tapir, *Tapirus indicus*, accounts for the vulgar names, Scharbrackenducker and Tapirantilope, used in German to distinguish this antelope.

In Jentink's Duiker the horns are elliptical toward the base, cylindrical toward the tips, with a slight backward curve. The horns of specimen A in the Leiden Museum measure 17,5 cm while those of the British Museum example, which is the type, measure 15,5 cm. Jentink's Duiker is a large animal almost equaling the Yellow-backed Duiker, *Cephalophus sylvicultor* (Afzelius, 1815), in size, ranging at the shoulder from 75 to 85 cm. The type specimen is 77 cm at the shoulder.

This duiker is by far the rarest member of the genus in museum collections. There are but three known mounted specimens and the skull of a male, which has been in the I.F.A.N. collection since 1948. The type specimen is the property of the British



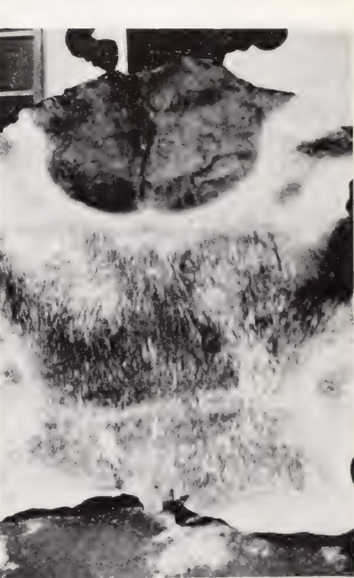


Fig. 3. Skin of an adult Jentink's Duiker obtained in Grand Gedah County, Liberia (Photo: Mr. Harry Gillmore)

Fig. 1 (above). Type specimen of *Cephalophus jentinki* (Thomas, 1892), from a colored illustration done by Smit and published in Sclater and Thomas, The book of Antelopes. This type specimen belonging to the British Museum is housed at Tring. — *Fig 2 (below)*. Specimen B in the Leiden Museum listed as *Terpone longiceps* Gray in Jentink's Catalogue of 1892, p. 158 (Photo: Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden)

Museum and is housed at Tring. Two further examples are kept in the Leiden Museum. All three mounted specimens are females. According to the IUCN Red Data Book for Mammalia, Mr. K. Bieber of Dr. Franz Sitter's Zoological Station, Freetown, Sierra Leone, saw the skin of a Jentink's Duiker taken by natives in the Cestos River area near Tappita, Liberia. What became of this skin is, unfortunately, unrecorded.

The discovery of Jentink's Duiker is accredited to Stampfli, who procured a single female specimen for the Leiden Museum in 1885 near Schieffelinsville, on the Junk River, Liberia. During the course of his second expedition to Liberia in 1887, Stampfli was able to procure two additional specimens, once again females. These were taken on the Farmington River. One of these was sold to the British Museum (NH) in 1889. According to Stampfli, based on native testimony, this animal is confined to a triangle of land called "Sharp Hill", formed on one side by the Junk River and on the other by the Du Queah and Farmington Rivers. This wooded eminence rises in the middle of the marshes. During the dry season the marshes cannot be crossed by canoe, but they are not dry enough to be transversed on foot; therefore, specimens of this antelope can only be obtained during the rainy season.

Jentink described this duiker on the basis of the specimen acquired by Stampfli in 1885. In comparing the skull of his animal with that of a skull in the British Museum, Jentink made the unfortunate error of considering the Leiden specimen and the British Museum specimen to be the same species. The latter was described by Gray in 1865 under the name *Cephalophus longiceps* and was obtained in Gabon by Du-Chaillu, who presented it to the British Museum. *Cephalophus longiceps* is referrable to *Cephalophus sylvicultor* (Afzelius, 1815), the Yellow-backed Duiker, as was demonstrated by Thomas. Recognizing Jentink's error, Thomas renamed this antelope *Cephalolophus jentinki* in honor of Dr. Jentink, who he said had been led astray through the serious mistake on the part of Gray, who had not seen the similarity of his Gabon skull and that of *sylvicultor*. There is, however, a remarkable resemblance between the skulls of *jentinki* and *sylvicultor*. Whether or not the additional *lo* in the generic name as given by Thomas was a spelling mistake on the part of the author or a printer's error cannot be stated here, as I am unable to find any referenze to it in the literature.

According to all the available information no additional specimens of Jentink's Duiker had been taken since about 1960. Through the kindness and interest of Lady Medway (Caroline Jarvis) to whom I am most grateful, I was informed that Mr. Harry Gillmore, Director of the William V. S. Tubman Zoo, Monrovia, Liberia, had been in contact with her regarding live Jentink's Duikers in his possession. I immediately wrote to Mr. Gillmore requesting data as to location of capture and photographs of his animals. Mr. Gillmore was extremely cooperative in sending me the requested information and it is only through his helpfulness that we are able to gain a bit more knowledge concerning this rare antelope.

Stampfli's original three Jentink's Duikers were taken in the western portion of Liberia, somewhat north of Monrovia. According to Mr. Gillmore this land is now being promoted, and he doubts that the animal still exists there, although some of his native boys have claimed to have shot specimens in this area. Originally, three of these antelopes were brought alive to Monrovia, an adult pair and a young male of approximately three months. The animals were taken in September of 1966 in the Tchien area of Grand Gedah County near the Ivory Coast border. Haltenorth (1963) includes the Ivory Coast in the distribution of the species, and Mr. Gillmore feels that the animal will eventually be discovered in the bordering areas of the Ivory Coast. Mr. Gillmore's opinion is supported by the remarks of Dekeyser and Villiers, who state that their native cooks, who came from the Man region of the Ivory Coast, knew this duiker under the name of Niénagbé. They go on to state that specimens are



Fig. 4 (left). Juvenile male *Cephalophus jentinki* (Thomas, 1892) taken in the Tchien area of Grand Gedah County, Liberia (Photo: Mr. HARRY GILLMORE) — *Fig. 5 (right).* The same juvenile male *Cephalophus jentinki* (Thomas, 1892) as in illustration 5 approximately 2½ years old. The photograph shows the unusual coloration of the pelage so characteristic of this duiker (Photo: Mr. HARRY GILLMORE)

recorded from areas of Liberia much further east than the type locality, in the Klosoké region which is approximately 5° 20' N., 8° W and Dyiglo approximately 5° 45' N., 8° W, so that it may be concluded that the range is not quite as limited as had been thought in the past. In the Klosoké region of Liberia the animal is known by the native name Nyagbé, a word closely related to the Ivory Coast name Niénagbé. M. J. COE (in litt, 1965) also remarks that he was assured that Jentink's Duiker still occurs toward Putu, Liberia, and on the other side of the Nimba River in the Ivory Coast. On the other hand, Mr. GILLMORE doubts seriously that it occurs in Sierra Leone and Guinea, although HAYWOOD states that it does occur in Sierra Leone where Captain STANLEY found it to be not uncommon. Unfortunately, the pair of adult animals did not survive, but the young male is still living in Monrovia. Mr. GILLMORE, in personal correspondence, states: "As far as any additional information on the Jentink's Duiker is concerned, the only thing I can offer is that it was about this time (September 1967) we took it from the bush so, if a breeding season can be derived from that, it might help some. In captivity it is a very docile animal and is very tame, it thrives on most any food we give it, and is especially fond of various grains. I do give it different types of hay as well as greens and fruit and on certain occasions dry bread. I have made pictures as the animal changed color which was very interesting as this change-over seemed to happen overnight. The baby color was of a dark brown mixed with white, black and a sort of cream color. Now the markings of the adult have all come out and is as the picture [specimen B, Leiden Museum] you sent. I would assume the animal is about half grown at present, the horns are about 2½ inches long and lay back on the head ... This animal was taken from heavy forest and in an area well isolated from human traffic. However, if we don't capture as many of these animals as possible I fear for their safety as the Liberian Government has alloted many timber concessions to foreign companies and this means the destruction of their natural habitat and as they are driven from the forests they are killed by the local hunters. This applies to all animals in the area ..."

It is the opinion of the author, considering the rarity and interest of this animal, that the Liberian Government should be approached by the International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources or the World Wildlife Fund in an effort to have a reserve established in the present habitat of the species in order to insure its continued survival.

In conclusion, I should like to think Lady MEDWAY, whose information initiated

this short note; Mr. GILLMORE, whose cooperation made it possible; and Father A. M. HUSSON of the Leiden Museum for the photograph of specimen B of Jentink's Duiker under his care.

Literature

BÜTTIKOFER, JOHANN (1890): Reisebilder aus Liberia, Vol. 2; Leiden.

DEKEYSER, P. L., and VILLIERS, A. (1955): Cephalophe à dos jaune et cephalophe de Jentink; Notes Africaines 66.

HALTENORTH, TH. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla I (18); Berlin.

HARPER, FRANCIS (1945): Extinct and Vanishing Mammals of the Old World; Baltimore.

HAYWOOD, A. H. W. (1933): Sierra Leone. The preservation of wild life; J. Soc. Pres. Fauna Emp. N. S., London.

JENTINK, F. A. (1885): On Two Re-Discovered Antelopes, Notes from the Leiden Museum, Vol. VII: Leiden.

SCLATER, PHILIP LUTLEY, and THOMAS, OLDFIELD (1894—1900): The book of antelopes, Vol. I; London.

SIMON, NOEL (1966): Red Data Book, Vol. I, Mammalia, Lausanne.

THOMAS, OLDFIELD (1892): On the antelopes of the genus *Cephalophus*, Proc. Zool. Soc. London.

Author's address: Dr. JAMES M. DOLAN, Jr., San Diego Zoological Garden, P. O. Box 551, San Diego, California 92112, USA

Zum Hirschvorkommen auf Mauritius[1]

Von HANS FRÄDRICH

Aus dem Zoologischen Garten Berlin, Direktor Dr. H.-G. Klös

Eingang des Ms. 24. 12. 1967

Ortsnamen wie „Trou aux Cerfs", „Ile aux Cerfs" und „Trou aux Biches", präparierte Köpfe von Hirschen südostasiatischen Typs in zahlreichen Geschäften und Restaurants sowie das Wappen der Maskarenen-Insel erregten meine Aufmerksamkeit, als ich im Oktober 1967 Gelegenheit zu einem kurzen Aufenthalt auf Mauritius hatte. Bei einer Rundfahrt entdeckte ich schließlich am Rande des Stadtparks der Hauptstadt Port Louis ein kleines Hirschgehege; Mitreisende versicherten mir außerdem, sie hätten in einer Schlucht im westlichen Teil der Insel neben dunklen Affen (vermutlich *Macaca irus)* auch stattliche Hirschrudel aus nur etwa 20 m Entfernung beobachten können.

Die Maskarenen waren bekanntlich vor ihrer Entdeckung durch die Europäer weder von Menschen noch von Landsäugetieren bewohnt. Holländer hatten die Insel Mauritius, die vermutlich schon arabischen Seefahrern bekannt war und um 1500 von den Portugiesen entdeckt wurde, im September 1598 erstmals betreten und 1638 dort eine Niederlassung gegründet. 1710 endete die holländische Herrschaft, und Mauritius blieb bis 1715, dem Beginn der Besiedlung durch die Franzosen, weitgehend sich selbst überlassen. Nach HALTENORTH (1963) führte man 1639, also bereits ein Jahr nach Gründung der holländischen Niederlassung, Hirsche der Untergattung *Rusa* von Java oder Ceylon (oder von beiden Gebieten) ein. Bei der Ankunft der französischen Siedler

[1] Mit freundlicher Unterstützung der Marco-Polo-Reisen GmbH, Schönberg/Ts., und der Air France.

müssen sie schon sehr zahlreich und ein recht auffälliges Faunenelement gewesen sein. Nur so ist es zu erklären, daß nach ihnen eine Anzahl Orte benannt wurde.

Trotz der Bevölkerungsdichte (1965 hatte die 1875 qkm große Insel über 750 000 Einwohner) und des intensiven Zuckerrohr-Anbaues in den Niederungen (40 % der Gesamtfläche) hat sich der Hirschbestand bis heute halten können. Die englisch sprechenden Mauritianer bezeichnen die Tiere, die neben den schon erwähnten Affen, dem indischen Schwarznackenhasen *(Lepus nigricollis)* und dem Mungo die einzigen auffallenden Säuger sind, als „Javanese Tunjuc Deer". In ihrem Aussehen entsprechen sie nicht ganz der Beschreibung, die HALTENORTH (1963) vom Java-Mähnenhirsch *(Cervus timorensis russa* Müller und Schlegel, 1839–44) gibt, doch sind sie ihm recht ähnlich. Der Mungo wurde zur Rattenbekämpfung eingeführt.



Abb. 1. Zuckerrohrpflanzen umrahmen das von der Dronte und einem Hirsch gestützte Wappen von Mauritius.

Sie bewohnen vorzugsweise die von Wasserläufen durchzogenen Schluchten des Inneren der Insel, das zumindest stellenweise noch Reste der ursprünglichen Flora aufweist. Wie mir berichtet wurde, meiden sie jedoch auch das Kulturland keineswegs. Da sie auf Mauritius keine natürlichen Feinde haben und die Population bisher offensichtlich auch durch Krankheiten noch keine ernsthaften Einbußen erlitten hat, vermehren sich die Hirsche im ozeanisch-milden Inselklima sogar derartig gut, daß sie ohne einen geregelten Abschuß mancherorts bereits zu einer Gefahr für die Pflanzungen werden würden. Die Schonzeit erstreckt sich von September bis Mai. In den übrigen Monaten veranstaltet man alljährlich Treibjagden, um den Bestand in erträglichen Grenzen zu halten. Wie groß die Gesamtpopulation ist, konnte ich – auch schätzungsweise – nicht erfahren; der jährliche Abschuß soll rund 2000 Tiere betragen.

Auch auf anderen Inseln des südwestlichen Indischen Ozeans wurden Mähnenhirsche erfolgreich eingebürgert, so z. B. auf der Maskarenen-Insel Rodriguez und der



Abb. 2. Ein Paar Mähnenhirsche (nach einer Postkarte)

Komoren-Insel Anjouan. Eine stattliche Zuchtgruppe von Tieren, deren Stammeltern aus Anjouan stammen sollten, war 1967 im Zoologischen Garten von Tananarive (Madagaskar) zu sehen. Der Vollständigkeit halber sei noch erwähnt, daß der Mauritiushirsch auch auf der 1954 ausgegebenen Briefmarke zu 1 Rupee dargestellt ist.

Literatur

Haltenorth, Th. (1963): Die Klassifikation der Säugetiere (Artiodactyla). Handb. d. Zool. VIII, Lieferung 32, 1—167. Walter de Gruyter & Co., Berlin.

Anschrift des Verfassers: Dr. H. Fräderich, 1 Berlin 12, Hardenbergplatz 8, Zoo

Lange Lebensdauer einer Leopardin

Im Juli 1954 bekam ich auf der Farm Wilhelmsthal im mittleren Südwestafrika die Nachricht, daß im dortigen Distrikt Omaruru auf der Farm Okambahe (Besitzer Hans Mercker) eine elf Monate alte Leopardin gehalten würde, die dort als vier Monate altes Tier vom Baum geholt und so gefangen wurde. Eine Besichtigung ergab, daß das Tier in ausgezeichnetem Zustande war. Von dem Farmbesitzer wurde es dem Münchener Tierpark Hellabrunn als Geschenk übergeben. Es gehörte zu der Unterart *Panthera pardus puella* Pocock, 1932. Das Tier, „Daisy" genannt, reiste unter meiner Begleitung Anfang September 1954 mit Schiff von Walfischbucht, SW-Afrika, nach Hamburg. In Hellabrunn traf es am 27. 9. 1954 wohlbehalten ein. Seine von Anfang an gezeigte Scheuheit legte es auch später nicht ab, nahm aber von Anbeginn zufriedenstellend Nahrung an. Mitte Dezember 1954 erkrankte es schwer an Katzenstaupe, überstand diese aber gut. Am 27. 8. 1963 wurde nach Paarung mit einem ebenfalls aus Südwestafrika stammenden Leoparden ein 1,0 Jungtier geboren, am 31. 7. 1964 ein 0,1. Von da ab hatten weitere Paarungsversuche keinen Erfolg. Die Leopardin, die sich bis zum November 1967 sehr gut gehalten hatte, fing nun an, stark zu altern. Sie wollte nicht mehr in die Außenanlage hinaus und war sehr ruhebedürftig, nahm aber immer noch ausreichend Nahrung zu sich. Ein glatter haarloser schwarzer Fleck verbreitete sich vom vorderen Nasenrücken ausgehend mehr und mehr, bis der gesamte Nasenrücken bis über die Augen herum davon einbezogen war. Ab Mitte Februar 1968 verlor die Leopardin zusehends an Gewicht, bis sie am 4. März 1968 einging. Sie hat rund 14 Jahre in Hellabrunn gelebt. Der Sektionsbefund ergab, daß alle Organe gut funktionierten und daß Zähne und Krallen nahezu vollständig in Ordnung waren. Die Leopardin wurde nach ihrem Tod vermessen. Die Kopf-Rumpflänge betrug 1,55 m, die Schwanzlänge 0,88 m, Gesamtlänge 2,43 m.

Lutz Heck, München-Hellabrunn

Differential Linearity in the Fluke

By W. H. Dudok van Heel

Eingang des Ms. 5. 12. 1967

Some observations he made on the dolphins (*Tursiops truncatus* and *Lagenorhynchus obliquidens)* of the Dolfinarium at Harderwijk urged Dr. Purves to show me his manuscript. In this paper on the "Structure of the flukes in relation to laminar flow in Cetaceans" Purves (1968) gives another example that a cetacean is essentially operating as the terrestrial mammals notwithstanding the adaptations to an aquatic life. I am in favour of Dr. Purves' view that the upstroke is essentially the power stroke and its implication of the constant direction of laminar flow along the body. It is interesting that the unique structure and function of the upcurling fluke has evolved. In my opinion, however, there is an alternative explanation for the upcurling of the fluke during the downstroke.

The fluke was primarily evolved of such a dimension as to provide thrust commensurate with the size of the large dorsal muscles operating during the upstroke. This implies that the resistance of the flat fluke would be too large for operation by the reduced ventral musculature during the downstroke at the speed attained during the preceding upstroke. The much smaller ventral musculature would be unable to contribute to the forward propulsion of the animal and even cause drag, were it not for the upcurling of the fluke. It may be that this upcurling diminishes the resistance of the fluke to such a degree that the smaller ventral muscles are able to pull the fluke down so fast that a useful forward thrust can be exerted. This force may also play a part – in cooperation with the anterior bodyshape and the flippers – to counteract the tendency of the animal to nose upwards as a result of the depression of the tail trunk caused by the powerful upstroke. The current hydrodynamic research in the matter could give us some insight into this.

Bibliography

Purves, P. E. (1968): The structure of the fluke in relation to laminar flow in Cetaceans. Z. Säugetierkunde **33.**

Author's address: Dr. W. H. Dudok van Heel, Dolfinarium, Harderwijk, the Netherlands

SCHRIFTENSCHAU

Pawlinin, Wladimir: **Der Zobel (Martes zibellina** L.). Die neue Brehm-Bücherei, Nr. 363. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg/Lutherstadt 1966. 102 S., 46 Abb. 6,20 DM.

Es ist sehr verdienstlich, daß der Verlag es durch diese Ausgabe den nicht russisch lesenden Biologen möglich macht, ein Tier kennenzulernen, das außerhalb der UdSSR nicht vorkommt. Ausführlich, manchmal sehr ausführlich geht der Verfasser auf alle Seiten der Biologie dieses

marderähnlichen Tieres ein. Daß es dabei gelegentlich zu Wiederholungen kommt, muß man seiner Begeisterung für dieses Tier zugute halten. Dasselbe gilt auch für unkritische Angaben, z. B. den Herzindex bei den verschiedenen Unterarten von *Martes zibellina* (S. 18) und für die folgenden Zeilen (S. 69): „Die Mikroflora des Darms ist im Artenbestand sehr vielfältig im Vergleich zur Darmflora kranker Zobel. Sie besteht bei gesunden Tieren hauptsächlich aus Vertretern der Darmbakterien; Morgan-Bakterien, Proteus u. a. dagegen kommen nur selten vor (BUZINOV, 1953)".

Das Buch zeugt von großer Kenntnis des Verfassers, und eine Anschaffung ist sehr zu empfehlen. Die auf Kunstdruckpapier gebrachten Photos sind gut und instruktiv, abgesehen von Abb. 2 und 3 mit den Schädelbildern. Hier hätte Verf. besser die ausgezeichneten Schädelzeichnungen aus dem Werk von G. A. NOVIKOV übernommen. P. J. H. VAN BREE, Amsterdam

Grzimeks Tierleben: Enzyklopädie des Tierreichs, Bd. 10, Säugetiere I. Herausgegeben von WALTER FIEDLER, WOLFGANG GEWALT, BERNHARD GRZIMEK, DIETRICH HEINEMANN, KONRAD HERTER und ERICH THENIUS. Kindler-Verlag A.G., Zürich/München 1967. 600 S., 51 Abb., 98 Farbtaf., 88 Kart. Geb. 98,– DM.

Durch möglichst zahlreiche Farbtafeln mit Habitusbildern sollen weitläufige morphologische und Färbungsbeschreibungen überflüssig gemacht werden. Diese Farbtafeln stehen zoologisch und künstlerisch auf sehr verschiedener Höhe. Bei weißem Grund wirken auch gute Farbbilder kalt und die Farbtafeln unfreundlich grell. Bei getöntem Untergrund ist das zumeist behoben. Offenbar sind nur wenige Säugetiere nach dem lebenden Modell oder guten Photos entworfen. Die große Masse der Kleinsäuger scheint nach schlecht montierten oder anderweitig konservierten Vorbildern gezeichnet zu sein, wie namentlich die Tafeln mit Spitzmäusen, Maulwürfen und Desmanen, die zu den am wenigsten befriedigenden des ganzen Bandes gehören. Bei der Tafel „Maulwurfsbau am Wiesendamm" ist die angebliche Feldspitzmaus eine Hausspitzmaus, und die Jungmaulwürfe im Nest sind blendend weiß! Gegen den Text für dieses Kapitel ist nichts einzuwenden. Ich kann gerade im Hinblick auf die Freßgewohnheiten der Insectivoren voll verstehen, wenn HERTER sich innerlich wehrt gegen die bis zur Manie durchexerzierte Angleichung der Fachausdrücke für die Funktionen des Tierkörpers an die des optimistisch *sapiens* genannten *Homo.* Wenn jemand reichliche Erfahrungen mit den Freßgewohnheiten der Insectivoren hat, die zu den unappetitlichsten „Essern" überhaupt gehören, die von den „gepflegten Tischmanieren" jedes Raubtieres im Guten weit übertroffen werden, fragt man sich denn doch, inwiefern die bisher gebräuchliche Terminologie ein Tier „abwerten" könnte, noch dazu z. B. Igel, Schlitzrüßler etc., deren schmatzendem „Munde" nach allen Seiten Nahrungsbrocken entquellen, auf dem Boden verstreut und zertrampelt werden, vom Flußpferd gar nicht zu reden. Jedenfalls scheint es mir überflüssig, die althergebrachte deutsche Bezeichnung Insektenfresser für die Insectivora zu ändern. Hier von „fressen" zu reden, erscheint mir noch ein sehr milder Ausdruck. Das ändert auch nichts an „unserer inneren Einstellung zum Tier". Entweder man hat und pflegt die Achtung vor dem Tier auch ohne Änderung der Terminologie, oder es fehlt einem an der Achtung, und dann nützen auch die bestgemeinten hochtrabenden Ausdrücke dem Tier nicht das geringste. GRZIMEKS Tierleben nimmt für sich in Anspruch, Vermenschlichung der Tiere zu vermeiden. Dies aber ist eine Vermenschlichung fatalster Art.

Der Band enthält die Ordnungen Monotremata, Marsupialia, Insectivora, Primata — letztere ohne Schimpansen und Mensch, die im Bd. 11 beschrieben werden sollen. Selbstverständlich kannte jeder der Bearbeiter den „guten alten Brehm" ebenso wie die aus 13 Bänden bestehende von OTTO ZUR STRASSEN herausgegebene 4. Auflage. Die aus 15 Bänden bestehende schwedische, von ALARIK BEHM herausgegebene und namentlich um nordische Säugetiere und Haustiere erweiterte 5. Auflage ist weniger bekannt. Aber trotz mancher Seitenblicke auf alte Brehm-Auflagen haben die Mitarbeiter an Grzimeks Tierleben die Texte neu und selbständig gestaltet und die Fortschritte in der Kenntnis vom Leben und von der Rolle der verschiedenen Tierarten im Wechselspiel der Natur mit verarbeitet. Vom „guten alten Brehm" ist nicht viel mehr übrig geblieben als die Anregung und die Aufreizung zum Widerspruch, die beide verdienstlich sind, aber auch den Verzicht auf den Namen BREHM rechtfertigen, ein Verzicht, der auch den zahlreichen „Volksbrehms" in I bis X Bänden wohl anstünde, die den Namen Brehm seiner Publikumswirkung wegen mißbrauchen. Dem als erstem erschienenen Band 10 sieht man an verschiedenen Ecken den Zeitdruck an, unter dem er zustande kam. Hoffen wir, daß weitere Bände noch gleichmäßiger und auch äußerlich befriedigender erscheinen werden. Der große Wert von Grzimeks Tierleben besteht darin, daß unser Wissen über die Tierwelt von manchen Irrtümern und Märchen gereinigt, auf den neuesten Stand gebracht ist und somit eine verläßlichere Quelle unseres Wissens zu werden verspricht, als es die seit einem halben Jahrhundert überholte, vergriffene und nur noch selten antiquarisch angebotene 4. Auflage sein kann. Freuen wir uns auf weitere Bände! ERNA MOHR, Hamburg

Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier

»The Fire of Life«

Ein Lehrbuch der Tierenergetik

Von Prof. Dr. MAX KLEIBER, Davis, California

Vom Verfasser ins Deutsche übertragen unter Mitwirkung von Universitätsdozent Dr. JOHANNES OTTO GÜTTE, Göttingen

1967 / 358 Seiten mit 78 Abbildungen und 94 Tabellen / In Ganzleinen 78,— DM

„Nachdem der Verfasser die Prinzipien der Energieumwandlung 1961 unter dem Titel »The Fire of Life« veröffentlichte, begrüßen wir nun dankbar die zugleich verbesserte deutsche Auflage. Bei den bedeutenden Fortschritten der Biochemie und Biophysik entstand für die [illegible] im allgemeinen und die Ernährungsphysiologie im besonderen in diesem [illegible] des Schrifttums eine fühlbare Lücke, die von diesem kompetenten Fachmann mit diesem Werk weitgehend geschlossen wurde. [illegible] Einführung in die Bioenergetik [illegible] Weise, daß ihr mit elementaren Kenntnissen in Mathematik, Chemie und Physik ohne [illegible] gefolgt werden kann. Frei von Dogmatismus werden Grundbegriffe, Ideen und Gesetzmäßigkeiten entwickelt, so daß die Absicht Kleibers verwirklicht ist, das Interesse eines großen Leserkreises für diese nicht ohne weiteres leichten Probleme zu wecken und ihn zugleich zur [illegible] Mitarbeit anzuregen.“ *Zentralblatt für Veterinärmedizin*

„Die Grundlagen der Bioenergetik werden in einer auch für den Nichtkenner dieser Materie leicht verständlichen Form und in flüssigem Stil bei Obwaltung besonderer Präzision in der Terminologie von einem erfahrenen Lehrer und Forscher [illegible]. [illegible] aufgaben und die mathematische Behandlung von [illegible] Hilfsmittel zur gründlichen Bearbeitung des Stoffes und praktischen Anwendung darstellen.“

Berliner und Münchener Tierärztliche Wochenschrift

„Dieses Meisterwerk gehört nicht nur in die Hand eines jeden Tierphysiologen und Ernährungsfachmannes, sondern ist insbesondere jedem Studenten der Veterinärmedizin schon in den ersten Semestern eindringlich zu empfehlen.“ *Tierärztliche Umschau*

„Dieses Buch ist ganz besonders geeignet als Lehr- und Arbeitsbuch für die Behandlung der klassischen Bioenergetik im Rahmen eines Aufbaustudiums.“ *Deutsche Tierärztliche Wochenschrift*

„Mit der deutschen Übersetzung des Buches, das in der englischen Originalausgabe unter dem Titel »The Fire of Life« bereits seine Bewährungsprobe bestanden hat, wird eine Lücke in der Reihe moderner lehrbuchartiger Darstellungen klassischer Teilgebiete der Physiologie geschlossen. Dank der brillanten und vor scharfer Kritik an festgefahrenen Vorstellungen nicht zurückschreckenden Diktion gelang Kleiber ein Werk, das mit [illegible] zu lesen ist.“ *Naturwissenschaftliche Rundschau*

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN












SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00953 0916